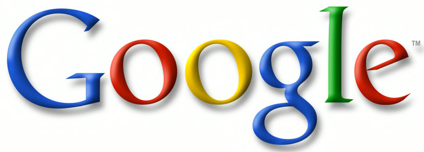
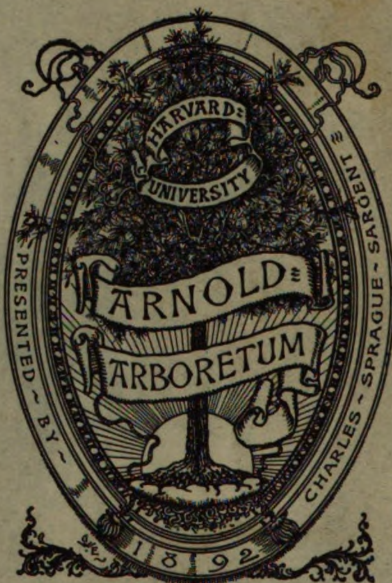



HARVARD UNIVERSITY
ARNOLD
ARBORETUM
PRESENTED ~ BY ~ CHARLES ~ SPRAGUE ~ SARGENT
1892

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME III

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1906

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

FLORE SOUTERRAINE DE FRANCE

Par M. JACQUES MAHEU

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

Le travail que nous présentons ici n'a en aucune façon la prétention de donner une connaissance parfaite de la flore souterraine, même limitée à notre propre pays ; une pareille entreprise offre des difficultés de toutes natures qui ne peuvent être vaincues qu'avec le temps. Les matériaux d'études manquant totalement dans les herbiers français, nous aurions été obligé de nous adresser à l'Autriche pour obtenir communication de ceux d'Hoffmann, de Pokorny et de Welwitsch. D'ailleurs, c'eût été dépasser le but que nous poursuivons et qui consiste uniquement dans l'étude de la flore souterraine de France et de quelques pays d'Europe.

Il nous a donc fallu aller nous-même sur place récolter les éléments nécessaires à nos études, et nous avons passé plus de sept années à la recherche et à l'examen des plantes recueillies.

Les cavités très profondes que nous avons dû explorer, comme par exemple l'Aven Armand (219 m.) et Corgnes (123 m.), soit situées, en général, sur des plateaux désertiques

dépourvus de voies de communications et éloignées de tout village. Il a fallu organiser des expéditions longues, fatigantes et coûteuses, et traîner avec nous un matériel encombrant : cordes, échelles de cordes, bateau de toile, tente, vivres, objets de campement. Mais, dans de pareilles conditions, il n'était guère possible d'examiner sur place les échantillons recueillis.

Notre travail ne peut donc être qu'un premier essai et nous aurions hésité à le présenter aujourd'hui, malgré la nouveauté de quelques-uns des résultats obtenus, si nous n'avions eu le désir d'élucider dès maintenant quelques questions dont la solution peut éclairer certains problèmes de la physiologie végétale.

L'origine de la flore souterraine, les modifications subies par les végétaux sous l'influence du changement de milieu, les variations morphologiques et surtout l'action des différents facteurs cavernicoles sur les organes de reproduction : telles sont les questions qui se présentaient à notre étude.

De l'action du milieu sur certaines espèces résultent de véritables formes nouvelles que nous avons souvent été obligé de nommer ; il est donc nécessaire de nous expliquer une fois pour toutes à ce sujet. Dans les formes créées par nous, il faut voir des types venus de l'extérieur et ayant acquis, par suite de l'ambiance, des caractères particuliers, bien différents du vrai type. Quant aux noms donnés, ils ont eu pour but d'éviter la répétition fréquente de descriptions longues et fastidieuses.

Tout en déplorant la multiplicité des termes nouveaux, nous invoquerons, pour notre excuse, l'opinion d'Huxley (1) : « Si nous trouvons que l'ordre naturel est plus facilité par l'usage d'une terminologie particulière ou d'une série de symboles que par une autre, il est de notre clair devoir de nous servir de la première, aucun inconvénient n'en pouvant résulter tant que nous n'oublierons pas qu'il s'agit simplement de termes et de symboles ».

Avant d'exposer le résultat de nos recherches, nous sommes heureux d'adresser l'hommage de notre reconnaissance à

(1) Huxley, *On the physical basis of Life. Collected essais*. New-York, 1893, vol. I, p. 164.

M. le Professeur Guignard, car cet excellent maître n'a cessé de faciliter nos travaux par ses conseils et son appui. C'est donc pour nous un agréable devoir de lui dédier ce travail, comme un bien faible témoignage de notre respectueuse gratitude.

Nous adressons un souvenir ému à la mémoire de M. Géneau de Lamarlière, professeur à l'École de Reims, qui fut, en même temps que notre collaborateur de la première heure, un ami sincère et dévoué.

Quant à notre collaborateur et ami M. Armand Viré, nous le prions de vouloir bien accepter la part de reconnaissance bien large qui lui revient pour nous avoir initié à la spéléologie.

Grâce à ses connaissances spéciales, M. Patouillard nous a permis de mener à bonne fin la partie de ce travail relative aux Champignons. MM. Boistel et Dismier ont eu l'obligeance de déterminer nos espèces critiques de Mousses et de Lichens. MM. Dorveaux, bibliothécaire et Gillot, sous-bibliothécaire, à l'École de pharmacie, nous ont obligeamment fourni de nombreux renseignements bibliographiques.

Nous avons toujours été encouragé par MM. Radais et Perrot, professeurs et par M. Lutz, agrégé à l'École supérieure de pharmacie. Nous les en remercions bien vivement, ainsi que MM. N. Peltrisot, E. Vogt, J. Gonnet, Gérard, Ferasse, M. Lecoultre et J. Demilly, qui, tous, nous ont aidé à des titres divers dans l'accomplissement de notre travail.

HISTORIQUE

Il faut arriver à la fin du XVIII[e] siècle à Scopoli (1) pour trouver la première étude sérieuse d'un végétal souterrain. Depuis cette époque, les recherches se sont multipliées; les plateaux calcaires de notre sol ont été explorés ; d'immenses cavernes, des abîmes profonds ont été découverts et fouillés minutieusement et nous ont révélé un monde nouveau.

(1) Scopoli (Joannes, Antonius), *Flora carniolica Viennæ*, 1760, Editio secunda, 1772.

La création d'une science nouvelle, la Spéléologie, embrassant la plupart des branches de l'Histoire naturelle, a permis depuis déjà quelques années d'élucider nombre de problèmes biologiques.

En France, les spéléologues sont devenus assez nombreux; mais parmi ceux qui se sont occupés d'histoire naturelle, les botanistes sont encore fort peu nombreux. Tandis que depuis fort longtemps la faune des cavernes était étudiée tant en France qu'à l'étranger (1), la flore souterraine était par contre à peu près délaissée.

Les premières recherches de botanique cavernicole ont pris naissance en Autriche, terre classique des cavernes ; Scopoli (2), en 1772, décrivit et figura les Champignons souterrains de la Carniole et fut frappé par leurs déformations : « La végétation souterraine, dit-il, prend la forme de Litophites et des coraux du fond de la mer, mais ces formes inconstantes se transforment presque à l'infini. »

Les observations de cet auteur furent reprises et confirmées par Schmidt (1773), Schaeffer (1777), Schmidel (1782 (3), Penzic, Michelini (4) et Schaeffer (5).

A la suite de ces travaux le Dr Welwitsch contribua à l'étude de la flore cryptogamique d'Autriche, en étudiant avec soin la botanique des cavernes, ainsi que l'atteste sa collection conservée à l'herbier du Muséum de Vienne.

Dès lors, la curiosité des Mycologues fut mise en éveil par les cryptogames nombreuses, déformées, d'aspect et de structure bizarres, qui peuplent les parois souterraines des galeries de mines. C'est de cette époque que datent les célèbres

(1) Valvasor (J. W. F.), *Die Ehre des Herzogthums Crain* (Lehrbuch von den Natur-Raritäten dieses Landes, p. 594-598, 1689). — Laurenti (J. N.), *Synopsis reptilium emendata*. Viennæ, 1768. — Leonardo (Albertini), *Descrittione di tutta Italica*. Bologna, per Anselmo-Giaccarelli, p. 420. — Armand Viré, *La Faune souterraine de France*. Paris, 1900.

(2) Scopoli (Joannes), *Flora carniolica*. Viennæ, 1760. — *Dissertationes ad scientiam naturalem pertinentes* (Amplectuntur plantæ subterraneæ. Pragæ, 1772). — *Annus quintus historico naturalis*. Leipzig, 1772. — *Plantæ subterraneæ, descriptæ et delineatæ* (avec planches), 1772.

(3) Schmidel, *Icones plantarum*, 1872, fol. 2, p. 43.

(4) Michelini (P. A.), *Nova plantarum genera*. Florentiæ, 1729, 234 p., 108 pl. von p. 211.

(5) Schaeffer, *Fungorum Bavaria et Palatinat*, 1777.

travaux de Bulliard (1791) (1), Humboldt (1793) (2) et de Bolton (1795) (3) qui fourmillent déjà d'observations intéressantes.

A peu près à la même époque, Hoffmann (4) publiait ses premières notes, prélude de son magistral ouvrage : Vegetabilia in hercyniae, etc., où il donne, outre quelques considérations générales, les diagnoses ornées de planches des nombreuses espèces déformées, récoltées par lui de 1796 à 1802 dans les mines abandonnées situées à Clausthal, Zellerfeldt et entre Zellerfeldt et Andreasberg dans la Forêt Noire.

Après les observations précédentes, il faut attendre une trentaine d'années pour trouver un travail d'ensemble sur la question. Chevallier (5) reprend en France les travaux d'origine all mande et autrichienne, et sa monographie, ornée de nombreuses planches, qui parut en 1837, marque une étape dans l'histoire de notre sujet.

Bien avant Humboldt et Hoffmann, le Dr Pokorny avait décrit de nombreuses variétés de plantes complètement développées dans les mines autrichiennes. Son principal ouvrage datant de 1853 (6) donne la nomenclature des espèces récoltées à Adelsberg par le Dr F. Weinrtzel et par lui-même dans les grottes de Luegger.

Deux ans plus tard, en 1855, de Candolle (7), dans un travail sur l'habitat des plantes, considère les cavernes comme un lieu où différents facteurs biologiques interviennent pour pro-

(1) Bulliard, *Herbier de la France (champignons, plantes médicales et vénéneuses*, etc.). Paris, 1780-1798, avec 602 pl. col., 13 tabl.

(2) Humboldt (A. de), *Floræ Fribergensis specimen plantas cryptogamicas præsertim subterraneas exhibens*, editio I, Berlin, 1793, 4 etaen.

(3) Bolton, *Geschiste der Merckpilze*, 1795.

(4 Hoffmann (F.), *Vegetabilia in hercyniæ subterraneis collecta*, 1811 (18 belles planches coloriées). — *Descriptiones et icones plantarum* (Class phys., p. 22-37). In commentationes Societatis regiæ scientiarum. Gottinginus ad. 1793 et 94, vol. XII, Gottingœ, 1796. — *Id.*, Göttingische Anzeigen, 1794, 39.

(5) Chevallier (F.), *Flore des environs de Paris*, 1826-1827, I, p. 80. — *Id.*, *Fungorum et Byssorum illustrationes Lepsiæ*. Paris, 1837, édit. Baillière, 2 fasc., 83 pl. coloriées.

(6) Pokorny (A.), *Ueber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen. Verhandlung des Zoologisch.-Botanischen-Vereines*. (Wien, t. III, 1853, p. 14).

(7) Candolle (A. de), *Géographie botanique raisonnée ou l'exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. 2 vol. Paris, 1855.

duire chez ces plantes les nombreuses déformations constatées par ses devanciers.

A la suite des travaux de Soubeyran (1856) (1), Montagne (2) (1855 à 1858), de Candolle (1855) (3) sur les végétaux déformés, récoltés dans les souterrains de Bagnères-de-Luchon et de Courmayeur, la Société d'Hydrologie médicale de Paris ayant mis au concours la question suivante : « Quelle est l'origine et la nature des Champignons qui se développent dans les galeries que parcourent les eaux thermales et principalement les eaux sulfureuses? » Cazin répondit par un important mémoire (1859) (4) qui fut bientôt suivi d'une note de Charneaux, publiée (1863) (5), sur quelques Champignons souterrains de Bourbon-l'Archambault.

Depuis que les écrits de ces auteurs ont été répandus, les botanistes et les baigneurs ont parcouru les galeries thermales et fait une chasse aux curieuses productions fongiques qu'elles renfermaient. Ces herborisations indiscrètes ont amené la disparition presque totale, signalée par Roumeguère (6) et Fourcade (7), des types que les premiers botanistes explorateurs avaient décrits.

Jusqu'à cette époque, aucun auteur n'avait essayé de comparer les formes cavernicoles aux espèces de la surface du sol. Étudiant les rapports et les comparaisons existant entre la Flore et la Faune des cavernes, Fries (8) ne put se résoudre à

(1) Soubeyran, *Note sur un Champignon monstrueux des souterrains de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon* (Bull. Soc. bot. de France. Paris, 1856, t. II. p. 758).

(2) Montagne (G.), *Plantes cellulaires nouvelles* (Ann. Sc. nat., t. IX, 1858, p. 156 à 161. Paris).

(3 Candolle (De), *Synopsis floræ galliæ*, 1855.

(4) Cazin, *Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries souterraines de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon*. Paris, 1859 (Ann. de la Soc. d'Hydrologie médicale de Paris, 1859, t. V). — *Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries de Bagnères-de-Luchon*. Rev. mycol., 1859, p. 25.

(5) Charneaux, *Voy.* Roumeguère, *Histoire des Champignons d'Europe*, 1870, p. 36.

(6) Roumeguère, *Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon* (Rev. mycol., 1882, p. 163).

(7) Fourcade, *Les Champignons des galeries souterraines des thermes de Bagnères-de-Luchon* (Rev. mycol., 1879, p. 63).

(8) Fries (E.), *Distribution géographique des Champignons* (Ann. des Sc. nat., 1861, XV, p. 10).

déterminer les Champignons cavernicoles; il dit « avoir examiné plusieurs centaines de Champignons venus dans les souterrains et n'avoir pas osé les décrire, regardant comme impossible de rapporter avec certitude ces productions à leurs types primitifs » (1).

Cependant, diverses tentatives de détermination se rencontrent dans les notes publiées par le Dr Gillot (2) sur la flore mycologique des galeries souterraines d'Autun (3), du Creusot, d'Allevard (1882), Roumeguère sur les Champignons des carrières souterraines du Quercy (4), de Patton sur ceux d'Eaux-Bonnes et d'Hovey (5) sur les Champignons des grottes américaines.

Plus tard, Packard (6) étudie la flore souterraine des cavernes du Nord de l'Amérique et son exemple est bientôt suivi par Hovey et Ellsworth Call qui examinent à leur tour celle de la Mammouth Cave et des grottes du Kentucky (7).

Jusqu'alors, les auteurs délaissant les végétaux supérieurs, ne s'étaient occupés que des Champignons récoltés sous terre, lorsqu'en 1896, Mazauric et Cabanes publièrent la liste des Phanérogames récoltés par eux dans le Spélunque de Dions (8).

L'année suivante le Dr Raymond (9) donnait quelques notes sur la microbiologie des eaux souterraines.

Quant aux Muscinées des cavernes, leur étude avait toujours

(1) Fries (E.), *Die Falkensleiner Hohle: ihre Fauna und Flora; ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen im Schwäbischen Jura, mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna* (Wurtemberg. Jahreshefte, 1874).

(2) Gillot (Dr X.), *Note sur la Flore mycologique souterraine des environs d'Autun* (Rev. mycol. de France, 1882, p. 179).

(3) Id., *Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creusot et d'Allevard* (Rev. mycol. de France, 1882, p. 237).

(4) Roumeguère (C.), *Champignons monstrueux des carrières de phosphate de chaux du Quercy* (Rev. mycol. de France, 1866, p. 200, pl.).

(5) Hovey (H. C.), *The scientific American*, 1879. — *Celebrated american caverns especially Mammouth Wyandot and Luray*. Cincinnati, R. Clarke and C°, 1882.

(6) Packard (A. S.), *The cave fauna of North America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species* (The vegetable life of the caves, 1886, p. 25).

(7) Hovey (H. C.) et Ellsworth Call (R.), *The Mammouth Cave of Kentucky* (Guide de la grotte; Faune et Flore, 1897).

(8) Mazauric et Cabanès, *Le spélunque de Dions (Gard), Géologie, Faune et Flore* (Mém. de la Soc. de Spél., 1896, t. 1, n° 2).

(9) Dr Raymond, *Microbiologie des eaux souterraines* (Mém. de la Soc. de Spél., n° 10, sept. 1897).

été délaissée; seuls, les abbés N. Boulay (1) et Ravaud (2) citent dans leurs ouvrages quelques Mousses récoltées à l'ouverture des grottes sans s'arrêter aux déformations anatomiques.

Dès lors, nous rencontrons çà et là quelques notes ayant trait à l'étude des plantes, vivant en milieu souterrain. Citons les travaux de Niel (3), Patouillard (4), de Seynes (5), Van Bambeke (6).

C'est depuis 1899, époque à laquelle nous avons publié notre première note sur ce sujet, que nous avons poursuivi l'étude de cette flore souterraine et de ses déformations.

Nous sommes heureux d'adresser ici à nos dévoués correspondants, MM. D[r] Géneau de Lamarlière, Armand Viré, Boistel, D[r] X. Gillot d'Autun, D[r] Pernet, D[r] Raymond, Dismier, Abbé Hermet, D[rs] Carlos Alzona et Trebbi de Bologne, nos meilleurs remercîments pour les nombreuses récoltes qu'ils nous ont fait parvenir de France, d'Italie et d'Autriche.

Notre travail débutera par quelques considérations générales sur la flore souterraine et un aperçu sur les principaux groupes qui la composent. Nous étudierons ensuite les différentes formes de ces espèces, leurs caractères propres et leurs différences avec les formes normales.

Enfin, après avoir examiné l'origine complexe de la flore souterraine, nous exposerons les conclusions générales de cette étude.

Plus tard seulement, il y aura lieu d'essayer, par les méthodes expérimentales seulement ébauchées ici, de rechercher la cause de toutes ces déformations.

Si nous n'avons pu apporter tous les résultats que nous rêvions, du moins pensons-nous avoir fait œuvre utile en atti-

(1) Boulay (L'abbé N.), *Muscinées de la France*, 1[re] partie, *Mousse*, 1884.

(2) Ravaud (L'abbé), *Guide du Bryologue et du Lichénologue à Grenoble et dans les environs*. Grenoble, 1880.

(3) Niel, *Note sur le Clytocybe cryptarum* Leteil (Revue mycologique, 1893, p. 73).

(4) Patouillard, *Observations sur quelques Hyménomycètes* (Revue mycologique, 1882, p. 208).

(5) Seyne (De), *Conidies de l'Hydnum Coralloides* (Bull. de la Soc. mycol. de France, 1891, p. 77). — *Observations sur quelques monstruosités chez les Champignons supérieurs* (Bull. Soc. bot. de France, 1867).

(6) Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* (Bull. Soc. mycol. de France, 1902, t. XVIII, 1[er] fasc., p. 54).

rant l'attention sur toutes ces variations de l'espèce. Quelques-unes sont peut-être héréditaires, d'autres dues à l'influence du milieu, problèmes sur lesquels nous ne connaissons encore que peu de choses par rapport à l'abondante moisson que nous réserve l'avenir.

LISTE DES CAVITÉS EXPLORÉES

Nous donnons ci-après la liste des cavités que nous avons plus particulièrement explorées.

Dans le Doubs, nous avons exploré les grottes suivantes :

Grotte de Saint-Léonard, près Besançon, au-dessus du Tunnel, sur le chemin allant à la Chapelle-des-Buis.

Grotte de Beurre, près Besançon, touchant au village, long boyau, tortueux, sec.

Grotte de Maillot, près Beurre, à côté du site dit « Le Bout du Monde ».

Grotte d'Osselle, 1500 mètres de longueur, stalactites, humide; elle est située près de Byans, à 15 kilomètres de Besançon.

Gouffre de la Braine, près Ornans; dans la combe de Punay.

Grotte de Plaisir-Fontaine, au fond de la vallée de ce nom; cavité divisée en deux parties dont l'une, que nous avons suivie, sur plus d'un demi-kilomètre, est traversée par un ruisseau souterrain avec cascade.

Dans les environs de Mouthiers (Doubs), la grotte de Baume-Archée, celle des Faux-Monnayeurs et une grotte sans nom sur la rive gauche de la Loue.

Glacière naturelle de la Grâce-de-Dieu, à 12 kilomètres de Baume-les-Dames, près Chaux-les-Passavant. On accède à cette grotte par un grand aven, dont les parois en pente douce mènent à une entrée de 35 mètres de haut et de 100 mètres de large. Atmosphère du gouffre et de la grotte, humide et glaciale.

Montmahoux, rivière souterraine explorée sur 250 mètres.

Nans-sous-Sainte-Anne : le gouffre de Creux-Billard, 120 mètres de profondeur, la grotte Sarrazine ou manteau de Saint-Christophe, Bief Verneau.

Grotte des Vaux, au sommet d'une montagne, galeries de plus de 100 mètres, plusieurs étages superposés, communiquant par de petits avens.

Grottes de Grattes, dans le rocher du même nom. Fond-Lison, grotte d'où le Lison prend son origine superficielle.

Dans le département du Jura :

Près Salins : La grotte d'Ivraye, dite Baume-de-Jean-Cornu, à 15 kilomètres de Salins, la grotte de l'Arc, possédant un lac à l'intérieur; grotte dite la Combe-Noire, dans le massif du Poupet.

Arbois-les-Planches : La grande source, rivière explorée sur 1 kilomètre.

Bief des Maisons, petites grottes ouvertes dans le tuf.

Lons-le-Saulnier : Grotte de Baume-les-Messieurs, 1200 mètres de développement, rivière souterraine, galeries sèches. Grotte des ossements, Grottes des Tufs.

Département de l'Yonne :

L'ensemble des Grottes du Midi, situées à 1 kilomètre du petit village d'Arcy-sur-Cure. Grande Grotte, grotte du Cheval, grotte de l'Ours, du Trilobite, de l'Hyène, gouffre et grotte des Fées et le Gouffre ou Perte.

Un grand nombre de petites cavités, ouvertes à flanc de coteau dans la côte de Chaux, près Saint-Morée. Grottes de Nermont, de la Vipère, du Couloir, de la Cuillère, de la Roche percée, du Mammouth, des Hommes, de l'Entonnoir, des Blaireaux, de la Marmotte. Les trous du Tisserand et du Crapaud, les grottes des Nomades et des Moulineaux, enfin, une perte de rivière à la grotte de l'Égouttoir ou des Sapins.

Grotte du Vaux-de-Bouche, près Girolles, à 2 lieues d'Avallon.

Saône-et-Loire :

Mines de schistes des Thélots, à 6 kilomètres d'Autun, plusieurs kilomètres de galeries, auxquelles on accède par des plans inclinés allant de 0 à 65 mètres de profondeur, ce qui permet de récolter séparément les espèces développées à différents niveaux. Température de 15 à 16° centigrades, atmosphère saturée de vapeur d'eau dans des galeries profondes abandonnées.

Mines de schistes de Ravelon, près Dracy-Saint-Loup, à 10 kilomètres d'Autun; profondeur, 100 mètres.

Ain :

Grotte célèbre et spacieuse de La Balme, située près d'Ambérieu, présentant plus d'un kilomètre de galerie.

Savoie : Grotte des Échelles.

Tarn :

Quatre cavités : Le Calel, Polyphème, la Fendeille, la Carrière, paraissant constituer les différentes parties d'une seule et même rivière souterraine, coupée par des siphons et des éboulis, située dans la Montagne-Noire, près Sorrèze.

Grotte de Cambounès ou Gangno de Lacombe, creusée dans le schiste, et parcourue par un ruisseau souterrain.

Les grottes de Caucalières, comprenant une série de 8 cavités, d'intérêt inégal, échelonnées le long du Thoré, affluent de l'Agout, soit en amont de Caucalières, soit entre ce village et celui de Labruguière, près Castres.

Grotte d'Ensire, ruisseau souterrain provenant de la perte du ruisseau du même nom, près l'église Saint-Hilaire.

Grottes de l'Ermite, de la Bourdasse, d'Engasc, de la Tignarié.

La Font-Brandesque, cavité creusée par un affluent du Thoré, en amont de Labruguière.

Grotte Saint-Dominique, ouverte dans les granits du Sidobre et d'où sort le ruisseau de Lézert.

Lozère : Causses Méjean et de Sauveterre.

Aven Armand, vaste abîme de 219 mètres de profondeur, situé près Meruyes.

Avens : de La Barelle, des Trois Femmes Mortes, des Trois Bouches, de Blanquefort, les deux avens de Talians, gouffre de Bagneous, 105 mètres, aven del Payrol près de Maynard, de Soulanges, de Cambos Planos, de Corgnes, 123 mètres. Les gouffres de Gousinhès, du Rozier.

Aven sans nom de 100 mètres de profondeur, ouvert dans la falaise des gorges du Tarn, au-dessus des Vignes et du Villaret.

Grottes des Fadarelles, des Baumes chaudes, près les Vignes et d'Inos près du Massegros.

Grotte de Dargilan, près le Rozier, présentant 1800 mètres de développement en galeries.

Lot : Causses du Quercy.

A Padirac, gouffre de 100 mètres de profondeur aboutissant à une rivière souterraine, cavité aménagée aujourd'hui par M. Viré pour la visite des touristes.

Cavernes des Brasconies ou du Cursoul, près Blars, de Presques.

Gouffre de Réveillon, où ne s'engloutit plus qu'un maigre ruisseau.

Roque de Cor, près Rocamadour, gouffres du saut de la Pucelle, et de Picarel près Gramat.

Gard : Rivière souterraine de Brambiau, découverte par M. Martel, explorée par Mazauric et présentant 5 kilomètres de développement.

Hérault :

Cavités du massif de la Gardiole, du Mas Argelliès, près Frontignan, de la Madeleine, cavité importante contenant un lac imposant, mais renfermant toujours de l'acide carbonique.

Ile Jersey :

Grottes de Pleymont, Trou du Diable, grottes de Corbière.

Pas-de-Calais : Falaises du cap Gris-Nez.

Orne : Grotte de Saulge.

Les catacombes de Paris, réseau de plus de 300 kilomètres de galeries souterraines, et les carrières souterraines de Vaugirard, Saint-Maur, de Montreuil, Montrouge, d'Issy, du Parc Saint-Maur, du Mont-Valérien, etc.

Allemagne : Cavernes de Frankenthal, ouverte dans le granit du mont Hohneck, à une altitude de 1366, dans les Vosges allemandes.

Italie : Visite des cavités de la Haute-Italie, dans les gypses. Avens dei Buoi, de Gaibola, à 5 kilomètres de Bologne, rivière souterraine l'Acqua Fredda, grotte delle Fate, à M. Adone, dans le val de Setta.

Vénétie, dans les Mont Colli Berici, près Vicence : Grottes de Castagnero, Cogolo della Guerra, Cogolo della Mura, de Costozza, del Tresoro, de Trenes, Cogolo delle Tette, près

Mochano. Cavadi Pietre delle Cavalo, près villa Balsana. Plusieurs carrières aujourd'hui abandonnées, situées dans les montagnes environnant le lac de Fimon. Grotte d'Oliers presso-Valftagna, près Bassano.

Belgique : Grotte de Hans, près de Dinant.

Nombreuses mines de charbonnage, près de Liége, Namur et Gand.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA FLORE SOUTERRAINE

D'une façon générale la flore des cavernes et des gouffres est constituée par un certain nombre d'espèces qui se développent dans les stations des alentours, ombragées, fraîches ou humides, lesquelles, sous certains rapports, se rapprochent par leurs conditions de celles des cavernes. Ainsi les espèces trouvées souterrainement dans les régions les plus chaudes, à la grotte de la Madeleine, par exemple, dans le massif de la Gardiole (Hérault), présentent, bien qu'elles appartiennent à la flore méditerranéenne, des tendances boréales plus nettes que dans la majorité des espèces environnantes; tels sont, parmi les Mousses, *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., que l'on observe en remontant en France plus ou moins loin vers le nord, le long des côtes de l'Océan et de la Manche. Tel est encore le *Gymnostomum rupestre* Schw. du gouffre de Padirac, qui s'élève assez haut dans les montagnes.

L'étude de la flore des cavités est difficile. On conçoit, en effet, que la floraison des espèces se développant aux différentes expositions soit plus ou moins retardée, selon l'endroit où elles croissent.

Ce qui est curieux à constater, c'est l'extension énorme que l'humidité communique dans les abîmes largement ouverts, aux plantes amies de l'ombre qui s'accoutument facilement aux variations hygrométriques. On trouve là, sinon des espèces nouvelles, du moins des formes présentant des modifications dignes d'intérêt.

En ce qui concerne la nature du substratum, on rencontre

fréquemment des espèces saxicoles, plus rarement arboricoles (comme *Orthotrichum affine* Schrad. à la Feindeille, Tarn). Parmi les espèces des rochers, celles qui dominent sont les calcicoles, les étages formés de roches calcaires ayant donné plus généralement naissance aux excavations que les roches purement siliceuses. Mais survienne un accident siliceux, on constate immédiatement des espèces silicicoles.

Le calcaire s'absorbe de même façon par les Phanérogames, qu'il soit à l'état de sulfate ou à l'état de carbonate. Il n'en est pas de même pour les Cryptogames et nous verrons, par la suite, que tandis que le sulfate de calcium semble peu convenir aux Lichens en raison de sa grande solubilité, les Muscinées au contraire prennent, dans les cavernes creusées dans les gypses, un développement beaucoup plus considérable que dans les cavités calcaires.

Les cours d'eau souterrains et les suintements favorisent le développement de quelques espèces très hygrophiles, comme *Hedera Helix* L., *Parietaria officinalis* L., *Cardamine hirsuta* L., *Eucladium verticillatum* Br. eur., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Marchantia polymorpha* L.

Mais le facteur le plus important à considérer est la lumière. Sous ce rapport, la flore générale des cavernes peut se diviser en quatre zones :

1° Zone des ouvertures et de la surface; 2° Zone des parois; 3° Zone du fond des gouffres (obscurité partielle); 4° Zone des galeries (obscurité absolue). Cette quatrième zone n'est plus habitée que par des Champignons et des Algues. La troisième zone, celle où l'obscurité est partielle, montre un certain nombre d'espèces généralement modifiées au moins dans leur port et leur couleur.

La première et la deuxième zone, mieux éclairées, sont abondamment pourvues de végétaux, notamment de Mousses, que l'on trouve souvent bien fructifiées, particulièrement les espèces qui dans les conditions ordinaires présentent le plus fréquemment des sporogones.

Il est à remarquer que les zones déterminées par l'éclairement ne sont que très indirectement en rapport avec la profondeur et que mille circonstances physiques, parfois très

accidentelles, peuvent en faire varier les limites dans une grande étendue ; tout dépend de la conformation, de l'orientation, de la largeur des ouvertures et des galeries. Ainsi, à Padirac, les Mousses sont très abondantes et forment un véritable tapis au milieu même du fond de l'aven, à 70 mètres de profondeur, aux endroits où se projette le cône lumineux qui passe par l'ouverture du puits. Mais, en dehors de ce point, elles sont beaucoup plus rares.

Les exigences des espèces cavernicoles par rapport à la lumière sont très diverses. comme d'ailleurs cela a lieu aussi à la surface du sol. Tandis que certaines espèces peuvent végéter tant bien que mal, dans une demi-obscurité, d'autres s'arrêtent brusquement là où cesse la vive lumière. Ainsi fait, le *Fontinalis antipyretica* L. aux grottes de Caucalières (Tarn). Dans plusieurs cas, les Hépatiques se sont montrées moins difficiles que les Mousses et ont paru mieux supporter l'obscurité (Grottes de Caucalières, du Calel, etc.).

On sait que d'une manière générale, les radiations lumineuses sont indispensables au verdissement des plantes, mais il y a un certain nombre d'exceptions à cette règle.

De Humboldt (1) observa dans les galeries souterraines des mines de Freyberg des touffes de *Poa annua* L., *Poa compressa* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Cheiranthus Cheiri* L. et *Rhizomorpha verticillata*, et vit que les touffes nouvelles montraient une coloration verdâtre. Or, l'air de ces galeries renfermait une quantité considérable d'hydrogène et Senebier (2) considérait ce gaz comme nécessaire au verdissement des plantes à l'obscurité, fait démenti ensuite par de Candolle (3).

Kraus (4), par l'emploi de l'alcool méthylique, provoqua le verdissement à l'obscurité, mais les jeunes plantes, en germant avec des vapeurs d'alcool, ont fini par périr.

(1) De Humboldt, *Lettre de M. de Humboldt à M. de la Metherie, sur la couleur verte des végétaux qui ne sont pas exposés à la lumière* (in Rosier, Journ., févr. 1792, et Journ. de Phys., 1792, t. XL, p. 154, janv.).

(2) Senebier, *Forêts et Bois, Arbres et Arbustes* (Encyclopédie méthodique et physiologie végétale, par Louis-Marie Blanquart de Septfontaines, 1791, t. IV, p. 275).

(3) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. II, p. 892.

(4) Kraus, *Landw.-Vers.-Stat.*, 1877, t. XX, p. 415.

Enfin récemment Bouilhac (1) a constaté que le *Nostoc punctiforme* se développe, lui aussi, à l'obscurité totale, s'il trouve à sa disposition un hydrate de carbone, le glucose par exemple; il prend alors une teinte vert pâle. De son côté, M. Radais (2) a pu cultiver à l'obscurité le *Chlorella vulgaris* tout en lui faisant produire de la chlorophylle, et Charpentier (3) a étudié également la physiologie d'une Algue verte à l'obscurité.

Pour notre part, nous avons rencontré des Fougères (*Polypodium vulgare* L., grotte de la Fendeille, Tarn), des Phanérogames (*Potentilla*, grotte de Lozère) et des *Nostoccacées* (gouffre de Padirac, Lot) à l'obscurité et cependant pourvus de chlorophylle, fait en rapport avec les théories nouvelles admettant la multiplicité des chlorophylles. En effet, à la suite de leurs travaux, MM. Armand Gautier et Étard sont arrivés à cette conclusion qu'il y a au moins trois groupes de matières vertes, l'un pour les Dicotylédones, l'autre pour les Monocotylédones et le troisième pour les Cryptogames.

M. Étard (4) est allé encore plus loin dans cette voie : c'est ainsi qu'il a obtenu d'une Fougère commune, l'*Aspidium Felix-fœmina* Sw., trois espèces d'aspidiophylles dont les formules respectives sont : $C^{208}H^{347}O^{32}$ Az, $C^{240}H^{320}O^{31}$ Az^{6}, $C^{21}H^{346}O^{48}$ Az^{20}.

Il existe donc des plantes vertes adaptées aujourd'hui à la vie sans lumière et nous trouverions pour les cavernes le même phénomène que pour l'Océan où l'on rencontra, lors des expéditions du « Plankton » et de la « Pola » en 1890, une Algue verte : *Halosphæra viridis* entre 1 000 et 2 000 mètres de profondeur; or, on sait qu'après 150 mètres les rayons lumineux sont complètement absorbés.

M. Amann (5) s'est même demandé s'il n'existerait pas dans certaines cavernes une variété de lumière non perceptible

(1) Bouilhac, *Sur la végétation d'une plante verte, le Nostoc punctiforme à l'obscurité absolue* (C. R. Acad. des Sc., 1898, p. 1583).

(2) Radais (M.), *Sur la culture pure d'une Algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité* (C. R. Acad. des Sc., CXXX, 1900, p. 795).

(3) Charpentier, *Recherches sur la physiologie d'une Algue verte* (Thèse doct. ès sciences, 1903).

(4) Étard, *Les chlorophylles* (Ann. de Chim. et de Phys., 7e série, t. XIII, 1898, p. 1). — *Chlorophylles et chlorophylles des Fougères* (Ann. de l'Inst. Pasteur, t. XIII, 1899, p. 456).

(5) Amann (O.). *Europaïsche Höhlenfauna* (Iena, H. Costenoble, 1896, 5 pl., 150 fig. lithographiées).

à nos sens, en un mot des espèces de rayons X, aptes à impressionner les végétaux. La pluralité des chlorophylles aurait donc ainsi sa signification physiologique.

Si l'on examine la flore des cavernes et avens de nos grands causses, on constate un développement exagéré des Cryptogames aux dépens des Phanérogames, celles-ci ne trouvent guère les conditions nécessaires pour se développer, étant données la pauvreté du substratum et les mauvaises conditions (courants d'air violents, pluies torrentielles, etc.).

La végétation présente des types nombreux, et subit, en partant de la surface du sol, une décroissance constante depuis les Phanérogames jusqu'aux Cryptogames inférieures, les espèces rencontrées le plus profondément étant : *Fissidens adianthoides* Hedw., les *Nostocacées* et *Protococcacées*.

La plupart des grandes classes sont représentées. Nous donnons ci-après les observations générales sur chacun de ces groupes :

Phanérogames. — Nombreuses à l'orifice des gouffres; quelques-unes, cependant, rares en nombre et en espèces, arrivent à gagner le fond.

Cryptogames vasculaires. — Nombreuses espèces, souvent déformées.

Lichens. — Rares espèces, pénétrant peu profondément, bien que quelques gouffres nous aient révélé des espèces n'existant pas à la surface des causses environnants.

Mousses. — La flore des Muscinées, sans contredit, la mieux représentée, est constituée par les espèces se développant normalement à l'ombre; on trouve fréquemment des espèces calcicoles, plus rarement arboricoles.

Hépatiques. — Peu nombreuses, en tant qu'espèces, leur présence est en rapport direct avec l'état hygrométrique du milieu cavernicole, elles sont le plus souvent dénuées, comme les Mousses, d'organes reproducteurs sexués et ne possèdent que des organes de multiplication.

Algues. — Rencontrées pourvues de chlorophylle, même à l'obscurité totale, les espèces appartiennent aux *Nostocacées*, *Oscillariées*, *Diatomacées*, *Bactériacées*.

Champignons. — Nombreux sur les vieux bois, de charriage, ou d'étayage, rares sur le sol ou les parois par suite du

manque de matériaux nutritifs. Le groupe des Polyporées domine.

Des modifications morphologiques et anatomiques sont en rapport avec les variations du milieu. L'obscurité partielle ou continuelle, la température basse et variable, sont, ainsi que la pauvreté du substratum en matière nutritive, les principaux facteurs biologiques auxquels on peut attribuer les polymorphismes, notamment l'altération dans les facultés reproductrices. Les grottes sont donc de vastes laboratoires où les êtres organisés, plantes ou animaux, subissent l'influence des facteurs physiques, imprimant sur chacun d'eux leurs marques indélébiles.

Pour les descriptions des espèces souterraines, nous suivrons l'ordre naturel de la classification botanique : Phanérogames et Cryptogames vasculaires, Muscinées, Algues, Lichens et Champignons.

Les Muscinées et les Champignons donnant lieu à une étude plus étendue, les chapitres qui leur ont été consacrés ont été divisés en paragraphes spéciaux. Pour les autres groupes, nous nous contenterons d'exposer les résultats généraux de nos recherches. Nous étudierons dans le même chapitre, sous la dénomination de *Plantes vasculaires*, les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires dont les déformations sont parallèles.

CHAPITRE I

Plantes vasculaires.

Nous venons de voir que la flore Phanérogamique est bien moins développée dans les cavités que celle des Cryptogames; elle est en effet bien moins indépendante de la lumière que les représentants de cette dernière.

Dans le cours de ce chapitre, nous avons réuni toutes les observations concernant les plantes vasculaires, tant Phanérogames que Cryptogames supérieures. On trouve là, sinon des espèces ou des variétés nouvelles, tout au moins des modifications morphologiques et histologiques importantes.

Cette végétation ne se rencontre donc, pour la raison précédemment énoncée, que dans les avens pourvus d'une large ouverture, et laissant passer de ce fait une quantité notable de rayons lumineux. Elle est composée de peu d'espèces, les unes adaptées aux conditions spéciales du milieu et semblant se reproduire normalement, d'autres provenant de graines apportées accidentellement et donnant naissance à des types souvent stériles. La flore de ces avens éprouve donc d'une année à l'autre de nombreuses variations. Ainsi, à Padirac, nous avons rencontré durant l'été de 1900 les espèces suivantes :

1° Du bord de l'abîme à la première corniche, à 30 mètres de profondeur.

Chelidonium majus L.
Corylus Avellana L.
Geranium Robertianum L.
Erodium cicutarium L'Herit.
Ilex aquifolium L.
Prunus spinosa Tourn.
Rosa canina L.
Cratægus Oxyacantha L.
Hypericum perforatum L.
— *pulchrum* L.
Seseli tortuosum L.
— *coloratum* Ehrh.
— *montanum* L.
Anthriscus vulgaris Pers.
Hedera Helix L.
Lonicera Peryclimenum L.
— *Xylosteum* L.
Hieracium murorum L.
Lappa major D. C.
Vincetoxicum officinale Moench.
Solanum Dulcamara L.
Sedum acre L.
— *Telephium* L.
Euphorbia Cyparissias L.
Ficus Carica L.
Parietaria officinalis L.
Quercus pedunculata Erhr.
— *coccifera* L.
Juniperus communis L.
Agrostis alba L.
— *Spica venti* L.
— *vulgaris* With.
Poa annua L.
Cynosurus cristatus L.

Les espèces et les individus deviennent de plus en plus rares à mesure que l'on approche du fond, où l'on ne rencontre plus que de rares échantillons :

Hedera Helix L.
Geranium Robertianum L.
Sambucus Ebulus L.
Chrysosplenium oppositifolium L.
Cardamine pratensis L.
— *sylvatica* L. K.
Nasturtium officinale R. Br.
— *sylvestre* R. Br.
Asplenium Adiantum nigrum L.
— *Ruta muraria* L.
Scolopendrium officinale Sm.

En 1903 le même groupe présentait, outre la plupart des espèces énumérées plus haut, quelques nouvelles plantes :

Première plate-forme :

Arabis sagittata D. C.
Cardamine hirsuta L.
Bryonia dioica Jq.
Geranium lucidum L.
Rubus fruticosus L.
Hedera Helix L.
Sambucus Ebulus L.
Galium Aparine L.
Mercurialis perennis L.

Fond du gouffre :

Chelidonium majus L.
Cardamine hirsuta L.
Geranium Robertianum L.
Rubus fruticosus L.
Chrysosplenium oppositifolium L.
Lampsana communis L.
Parietaria officinalis L.
Mercurialis perennis L.
Sambucus Ebulus L.
Hedera Helix L.
Adianthum Capillus veneris L.

Si le diamètre du gouffre augmente, la lumière pénètre davantage et les plantes croissent en nombre et en espèces. Au spélunque de Dions, par exemple, qui a un diamètre de 150 mètres, une profondeur de 70 mètres et la forme générale d'un sablier en coupe longitudinale, la végétation y est des plus développée.

La florule relevée par MM. Mazauric et Cabanès (1) est en raccourci celle de la flore des terrains Néocomiens du nord de Nîmes.

La flore estivale s'observe presque exclusivement au fond du gouffre, là où le sol est ombragé et constamment humide :

Psoralea bituminosa L.
Tardylium maximum L.
Seseli tortuosum L.
Fœniculum vulgaris Gærtn.
Buplevrum rigidum L.
Eryngium campestre L.
Pimpinella Saxifraga L.
Inula squarrosa D. C.
Echinops Ritro L.
Scabiosa gramuntia L. var. *agrestis* G. G.
Scabiosa gramuntia L. var. *mollis* G. G.
Conyza ambigua D. C.
Artemisia campestris L.
Santolina Chamæcyparissus L.
Calaminta Nepeta Link et Hoff.
Euphorbia segetalis L.
Ficus Carica L.
Cichorium Intybus L.
Leontodon Villarsii Lois.
Picris stricta Jord.
Lactuca viminea Jord.
Campanula Rapunculus L.
Cuscuta Epithymum Murr.
Verbascum sinuatum L.
Origanum vulgare L.
— *varia prismaticum* Gand.
Thymus Serpillum L.
var. *Linnæanum* G. G.
Satureia montana L.
Cirsium ferox D. C.
— *arvense* Scop.
Microlonchus Clusii Spach.
Kentrophyllum lanatum D. C.
Carlina vulgaris L.
— *corymbosa* L.
Camphorosma Monspeliaca L.
Asparagus acutifolius L.
Uropetalum serotinum Gaw.
Cynodon Dactylon Pers.
Avena sterilis L.
Brachypodium sylvaticum Schult.

Les premières pluies qui tombent en septembre, parfois même en octobre seulement, donnent naissance aux espèces

(1) Mazauric et G. Cabanès, *Le spélunque de Dions* (*Gard*) (Mém. de la Soc. de Spéléologie, t. I, n° 2, février 1896).

automnales suivantes qui se maintiennent jusqu'à l'hiver :

Ononis minutissima L.
Seseli tortuosum L.
— *elatum* L.
— *montanum* L.
Hedera Helix L.
Aster acris L.
Bellis sylvestris L.
Thrinia tuberosa D. C.
Lactuca chondrillæflora Bor.
Scilla autumnalis L.
Smilax aspera L.
— — var. *Mauritanica* G. G.

Toutes les Fougères qui croissent dans les environs s'observent dans les anfractuosités humides des rochers :

Ceterach officinarum Willd.
Polypodium vulgare L.
— var. *serratum* Willd.
Asplenium Trichomanes L.
— *Ruta-muraria* L.
Asplenium Adianthum nigrum L.
Scolopendrium officinale Smith.
Pteris aquilina L.
Adianthus Capillus veneris L.

Dans les avens à ouvertures étroites, les végétaux sont fort rares. A Corgnes nous n'avons récolté que deux échantillons stériles de *Potentilla*, dont l'un rapporté au *Potentilla verna* L. a été rencontré à l'obscurité totale et retrouvé ensuite dans l'aven des Trois Femmes Mortes (Lozère). A Bagneous (Lozère), à 104 mètres de profondeur, à l'obscurité totale, nous avons rencontré des plantules d'avoine atteignant $0^m,50$ de longueur et formées de longs cordons, absolument blancs, friables, gorgés d'eau et dépourvus de folioles.

Quelle que soit la région considérée, la flore des gouffres est uniforme, les mêmes genres ou espèces se rencontrant au fond de toutes les cavités, la flore de ces dernières ne pouvant en aucun cas donner une idée de la flore superficielle. Ainsi au Buco dei Buoi, ouvert dans les Gypses du Bolonais, nous retrouvons un grand nombre de types de nos avens français, fait qui montre également que les mêmes plantes se développent uniformément sur le gypse ou le carbonate de calcium.

Clematis Vitalba L.
Anemone Hepatica L.
— *nemorosa* L.
— *ranunculoides* L.
Helleborus viridis L.
Isopyrum thalictroides L.
Corydalis cava Schweig.
Viola odorata L.
— *canina* L.
Saponaria ocymoides L.
Stellaria holostea L.
Geranium Robertianum L.
Ononis Columnæ All.
Onobrychis viscosa.
Cracca varia G. G.
— *minor* Riv.
Prunus spinosa L.
Rubus fruticosus L.
Cratægus Oxyacantha L.
Sedum latifolium Bert.
— *hispanicum* L.
Hedera Helix L.
Cornus mas L.
Lonicera Xylosteum L.

Eupatorium cannabinum L.
Vinca minor L.
Ligustrum vulgare L.
Linaria Cymbalaria Mill.
Ballota nigra L.
Verbena officinalis L.
Primula grandiflora Lok.
Cyclamen Neapolitanum Ten.
Mercurialis perennis L.
Urtica dioica L.
Ostrya carpinifolia Scop.
Corylus Avellana L.

Vers le milieu du gouffre, à une profondeur de 25 mètres, nous rencontrons :

Erythronius Dens. canis L.
Gagea arvensis Sch.
Scilla bifolia L.
Asparagus tenuifolius Lam.
— *acutifolius* L.
Ruscus aculeatus L.
Tamus communis L.
Galanthus nivalis L.
Ceterach officinarum R. Gr.
Polypodium vulgare L.
Asplenium Trichomanes L.

Enfin au fond, situé à 45 mètres, nous ne rencontrons plus que les espèces suivantes :

Sambucus Ebulus L.
Hieracium murorum L.
Galeobdolon luteum Huds.
Stachys palustre L.
Cyclamen Neapolitanum Ten.
Corylus Avellana L.
Solidago Virga aurea L.
Urtica dioica L.
Parietaria officinalis L.
Adianthum nigrum L.
Ceterach officinarum R. Gr.

Le froid semble encore diminuer le nombre des plantes. Ainsi à la glacière naturelle de la Grâce de Dieu (Doubs), nous n'avons rencontré que les quelques rares échantillons dont les noms suivent, la plupart stériles :

Ranunculus acris L.
Geranium Robertianum L.
Epilobium montanum L.
Heracleum sphondylium L.
Lactuca muralis Fries.
Hieracium murorum L.
Campanula persicæfolia L.
Stachys palustris L.
Lamium Galeobdolon Crantz.
Urtica dioica L.
Parietaria officinale L.

Par les exemples donnés précédemment, nous venons de voir que les cavités verticales présentent une grande variété de types, la lumière pénétrant plus facilement que dans les grottes à flanc de coteau, et l'humidité étant aussi plus grande.

Dans ces dernières les plantes cessent brusquement de se développer dès l'entrée des galeries; seuls quelques individus d'espèces plus résistantes se développent encore à l'obscurité presque totale. Ces espèces sont presque toujours les mêmes, ainsi qu'il ressort des exemples ci-dessous :

Baume Saint-Georges, près Besançon (Jura).

Geranium molle L.
Campanula persicæfolia L.
Parietaria officinalis L.
Adianthum Capillus veneris L.

Grottes de la côte de chaux, vallée de la Cure (Yonne).

Campanula persicæfolia L.
Urtica dioica L.
Parietaria officinalis L.

Cogolo delle fate a m. adone (province de Bologne) (1).

A l'entrée de la grotte :

Spartium junceum L.
Coronilla Emerus L.
Rubus caesius L.
Fraxinus Ornus L.
Quercus Ilex L.
— *sessiliflora* Sm.

Dans la première salle se développent encore quelques herbes vivaces :

Silene Otites L.
Sedum Cepæa L.
Allium sphærocephalum L.

Cogolo de la Guerra (Vicentin).

Cerastium Otites L.
Parietaria officinalis L.
Geranium Robertianum L.
Scolopendrium officinale Sm.

Cogolo della Mura (Vicentin).

Geranium Robertianum L.
— *molle* L.
Campanula persicæfolia L.
Hedera Helix L.
Parietaria officinalis L.
Nephrodium spinulosum Stremp.
Asplenium trichomanes L.
— *viride* Hudo.
Adianthum Capillus veneris L.

Cogolo delle Tette (Vicentin).

Parietaria officinatis L.
Adianthum Capillus veneris L.

Des espèces vasculaires, hôtes des cavernes, les unes cessent de se développer dès que diminuent les rayons lumineux, d'autres plus rares pénètrent plus avant; il en est enfin qui peuvent résister à l'obscurité totale, c'est le cas des échantillons de *Polypodium vulgare* L. rencontrés à plus de 100 mètres de l'entrée de la grotte de la Fendeille (Tarn).

Dans les cavernes horizontales, on peut suivre les déformations résultant de l'obscurité croissante. La plupart des espèces considérées subissant le phototropisme. Au Cogolo de la Mur et de la Guerra, près Vicence, les folioles du *Nephrodium spinulosum* Stremp se retournent et leur plan devient perpendiculaire au rachis principal pour former une sorte d'échelle de perroquet.

(1) Trebbi Giorgio, *La grotta delle Fate a M. Adone in val di Setta* (*Prov. Bologne*) (Revista italiana di Speleologia, n° 1, 1903).

La moitié du limbe de chaque foliole tourné du côté du jour s'agrandit, et ces organes deviennent de ce fait asymétriques.

Dans la plupart des grottes, les *Scolopendrium officinale* Sm. et *Adianthum Capillus veneris* L. pénètrent de concert assez profondément. A mesure qu'ils s'éloignent de l'ouverture, les frondes diminuent de longueur, tandis que les pétioles s'allongent démesurément : un échantillon récolté à la Mur (Vicentin) présentait une fronde de 0m,05 de longueur et un pétiole de 0m,15.

Le *Scolopendrium officinale* Sm. continue à végéter, mais reste stérile, bien après que l'*Adianthum* a disparu; et, dans les grottes et les avens humides les échantillons présentent des bifurcations, déformations dont nous devons indiquer ici le mode de production. (Gouffre de Padirac, gouffre des Bœufs près Bologne, Buco della Guerra Vicentin, aven de Sauve, Gard, etc.)

Cette espèce qui présente normalement l'apparence d'une lame très allongée, divise sa fronde à l'extrémité en deux ou trois bifurcations, parfois même davantage. Il existe donc là une variation polymorphique due à l'action de milieu. Nous avons trouvé des échantillons portant sur la même touffe des frondes normales et d'autres correspondant à la variété *Dedalea* de Doll.

Cette espèce fut signalée pour la première fois dans les avens par MM. Gustave Cabanes dès 1896 (1) et Galien Mingaud a retrouvé la variété dans le grand aven de Sauve (Gard) (2). M. Anthouard a d'ailleurs pu cultiver cette espèce durant plusieurs années. Pour lui, il est à remarquer que la variété *dedalea*, au moins pour le Gard, n'a encore été rencontrée que dans les avens.

La genèse de cette variété peut s'expliquer de la façon suivante : Sous l'influence d'un traumatisme quelconque, rupture, piqûre d'insecte ou arrachage, il y a division du limbe de la feuille ; puis sous l'action du milieu saturé d'humidité, les deux

(1) Gustave Cabanes, *Bull. Soc. d'études de Nîmes*, 1895, p. 14-16 ; 1896, p. 52-60, 1 pl.

(2) *Procès-verbaux des séances de la Société d'études de Nîmes* (Bull. Soc. d'ét. de Nîmes, 1904, p. xxxi).

tronçons se développent d'une façon brusque et exagérée, ce qui produit la bifurcation. D'ailleurs, s'il s'agissait d'une varia-

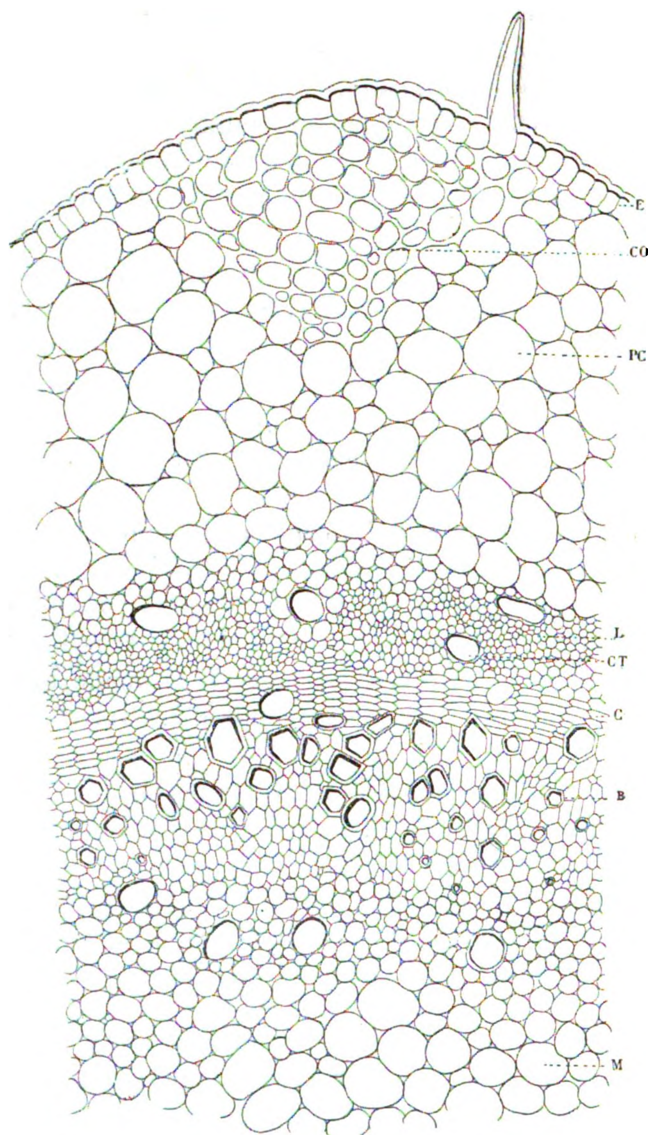


Fig. I. — *Sambucus Ebulus* L. — Coupe transversale d'une tige normale. Orifice du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam.; *e*, épiderme; *co*, collenchyme; *pc*, parenchyme cortical; *l*, liber; *c*, cambium; *b*, bois; *m*, moelle; *ct*, cellules à tannin.

tion type, elle aurait toujours lieu aux extrémités, tandis qu'ici cette polymorphie s'exerce également sur tout le limbe, partout

où se produit le traumatisme. Les spores des types cavernicoles, bifurquées ou non, sont toujours demeurées stériles, mal-

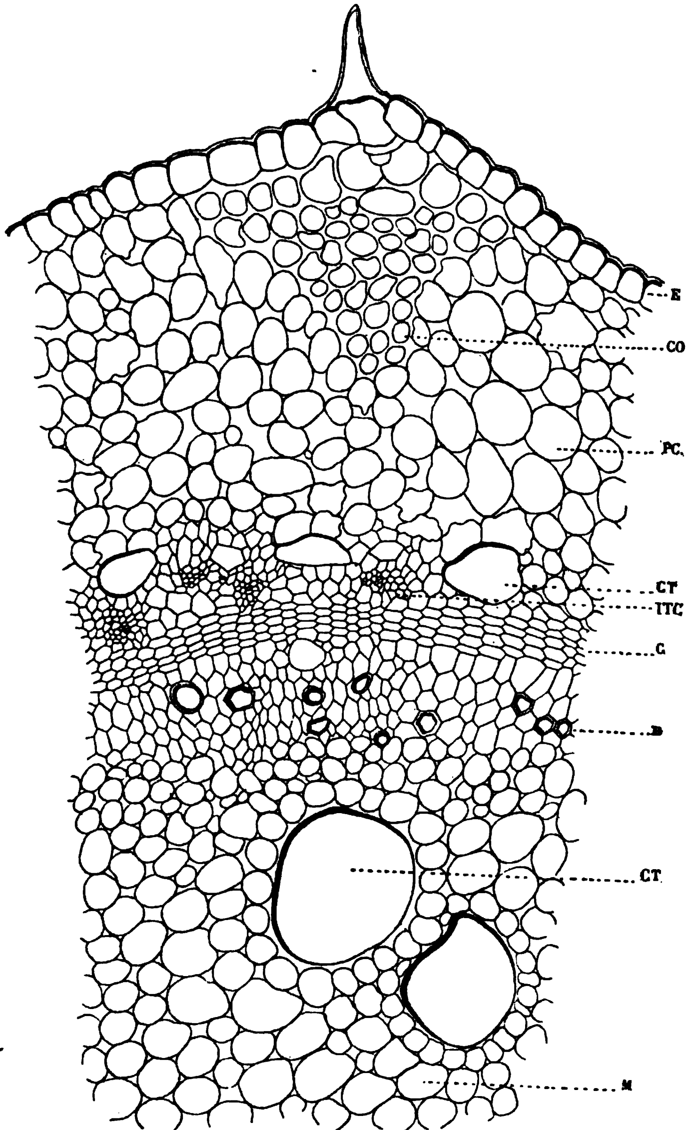


Fig. II. — ***Sambucus Ebulus*** **L. — Coupe transversale d'une tige provenant du fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam.; *e*, épiderme; *itc*, îlots de tubes criblés.**

gré les essais répétés pour arriver à obtenir leur germination.

Dans les avens, l'uniformité de la flore tient aux caractères

de milieu, peu de lumière et humidité excessive, conditions ne pouvant convenir aux graines de la plupart des représentants de la végétation désertique des causses où dominent les espèces constamment ensoleillées.

Pour les mêmes raisons, les espèces des avens éprouvent des variations dans leurs propriétés biologiques. Les unes ont leur développement avancé : *Chrysosplenium oppositifolium* L. était fleuri dès les premiers jours de février (gouffre de Padirac 1901-1903-1904) alors qu'à l'état normal la floraison n'a lieu qu'en avril-mai.

D'autres espèces, au contraire, sont retardées : *Lampsana communis* L. était encore stérile à la fin de juin (gouffre de Padirac).

Les déformations morphologiques sont en rapport avec la diminution dans l'éclairement, et l'état hygrométrique de l'air. Toutes les espèces considérées présentaient une tendance à l'allongement. Ce développement se fait surtout sentir sur les pétioles et les tiges, ainsi qu'en témoignent les quelques mensurations suivantes :

	Haut. de la tige.	Long. du pétiole.
	m.	m.
Mercurialis perennis L. (Padirac)........	0,35	0,65 à 0,09
Rubus fruticosus L.....................	»	0,04 0,07
Stachys palustres L....................	»	0,90 0,12

Les tiges quadrangulaires deviennent ailées ; *Mercurialis perennis* L. présente une exagération de ce caractère de la base au sommet de la tige. Dans *Galium Aparine* L. la tige, de quadrangulaire, devient étoilée.

Les feuilles s'espacent davantage, deviennent plus aiguës, les dentelures diminuent en nombre et en intensité (*Rubus*), comme cela se passe pour les *Muscinées*. Les poils deviennent également très rares (*Geranium Robertianum* L.) et peuvent même disparaître (*Cardamine hirsuta* L.).

Les feuilles peuvent enfin devenir asymétriques (*Sambucus*, *Asplenium*, *Bryonia*) et se dichotomiser comme nous l'avons vu précédemment.

Les plantes cavernicoles fleurissent moins vite que leurs congénères de la surface ; souvent la couleur des pétales est atténuée ; ainsi *Stachys palustre* L. du gouffre ou glacière

naturelle de la Grâce de Dieu dans le Jura, présentait des corolles mouchetées de rouge et de blanc.

Les fruits semblent arriver en moins grand nombre et moins vite à maturité (*Cardamine hirsuta* L.); parfois même ils subissent un arrêt brusque dans leur développement. Les parois des avens [Padirac (Lot), Plo del Biau (Lozère), gouffre de la Pucelle (Lot)] montrent parfois de petites pousses de *Ficus Carica* L. à feuilles pendantes, à nervures plates, donnant naissance à de petites figues dures, du volume d'une noisette, n'arrivant jamais à maturité.

L'appareil reproducteur semble ici plutôt paralysé qu'altéré. *Cardamine hirsuta* L. donne dans le gouffre de Padirac trois ou quatre fruits par pied. Nous avons choisi, provenant de cette station, quelques pieds de cette espèce, avec boutons floraux et nous les avons plantés dans le jardin de l'École de Pharmacie de Paris. Ces individus ont non seulement repris leurs caractères normaux, mais de nombreux fruits se sont développés et les graines qui en provenaient, plantées en 1904, ont donné des germinations normales.

Les plantes douées de plasticité étant capables de s'adapter au milieu, il était intéressant de rechercher dans quelle mesure les impressions extérieures modifient la structure histologique des plantes cavernicoles. Nous allons voir que cette dernière est en rapport avec les variations morphologiques.

Quels que soient les organes considérés : tiges, feuilles, racines, les déformations qui portent sur les tissus constituants sont sensiblement les mêmes et peuvent se résumer de la façon suivante :

ÉPIDERME. — La cuticule est à peine visible et présente toujours la réaction de la cellulose; elle recouvre un épiderme peu marqué formé de cellules irrégulières, tantôt rondes, tantôt oblongues, le plus souvent disjointes, ne se touchant que légèrement par le bas de leurs parois latérales (*Cardamine hirsuta* L.).

L'appareil pilifère présente une grande réduction et peut même disparaître (*Cardamine hirsuta* L.); les poils tecteurs conservent leurs formes normales générales, mais leur longueur diminue; il en est enfin qui sont comme arasés, réduits

à l'état de simples excroissances épidermiques rappelant les poils en hublot de certaines espèces aquatiques.

Dans les poils pluris riés, le nombre des rangées cellulaires diminue; les poils deviennent plus courts, mais les cellules

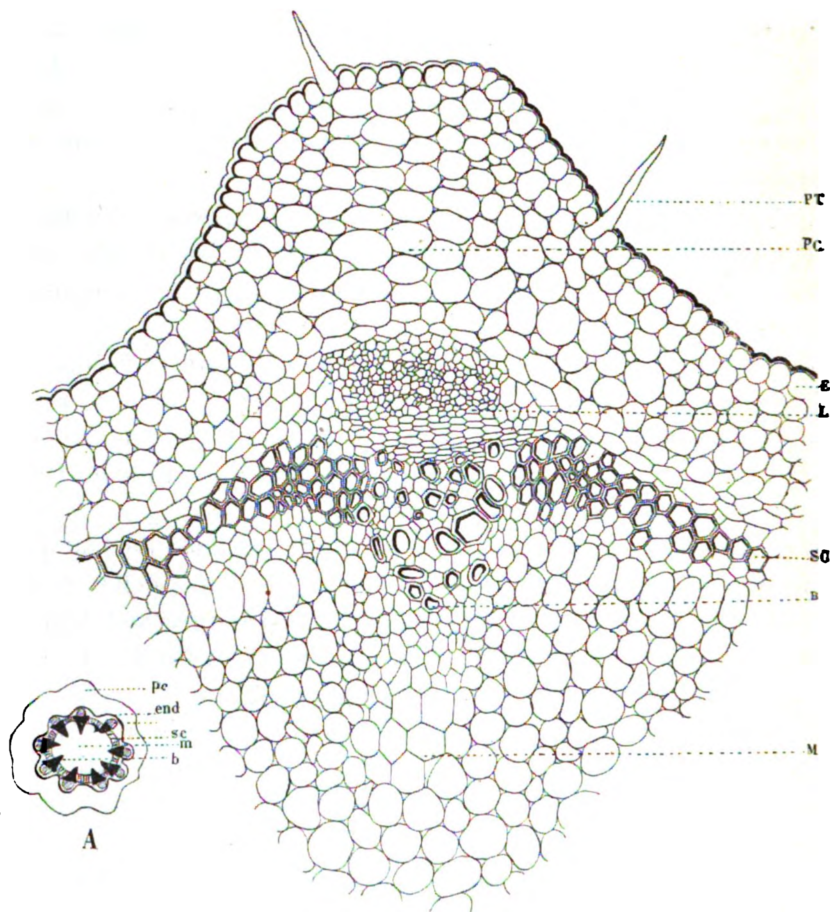


Fig. III. — *Cardamine hirsuta* L. — Coupe transversale d'une tige normale. Gr. 60 diam. A, schéma de la tige; *e*, épiderme; *pt*, poil tecteur; *l*, liber; *sc*, sclérenchyme; *b*, bois, *m*, moelle; *pc*, parenchyme cortical; *end*, endoderme.

constituantes sont plus allongées (*Urtica, Chrysosplenium*); si ces ornements épidermiques sont capités, la tête s'allonge démesurément et devient un cylindre allongé; il se fait en outre une réduction des éléments cellulaires (*Rubus*).

L'épiderme montre sur les deux faces, des cellules à con-

tours très sinueux, comme on les observe chez certains végétaux aquatiques.

Le nombre des stomates diminue, et la chambre aérifère

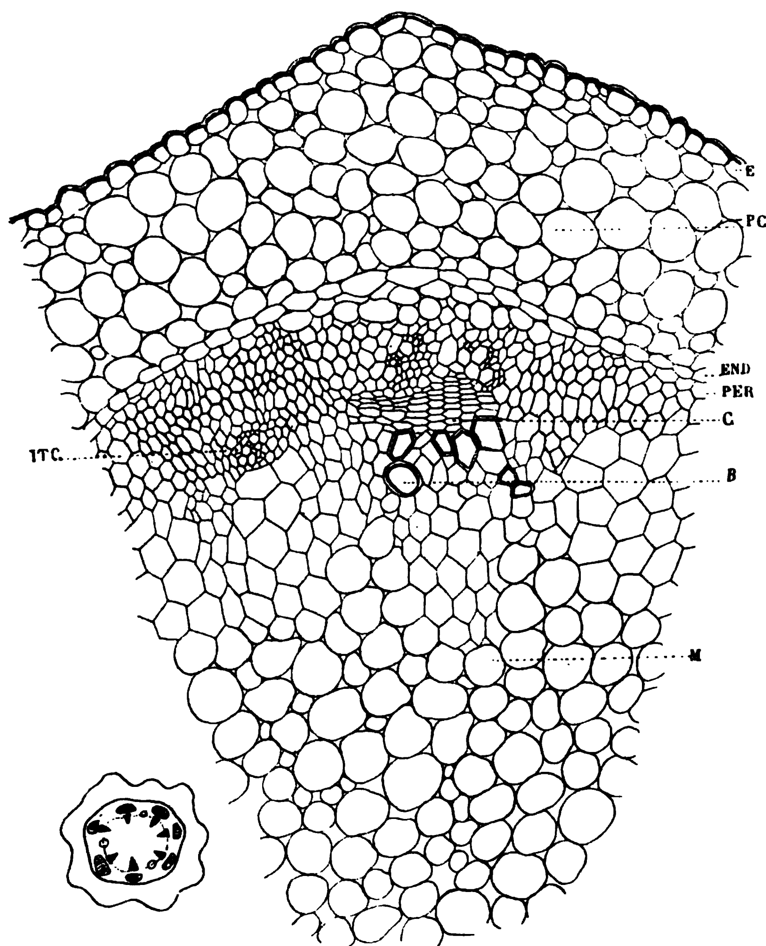


Fig. IV. — *Cardamine hirsuta* L. — Coupe transversale d'une tige. Fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 60 diam. *e*, épiderme ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endoderme ; *per*, péricycle ; *c*, cambium ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *itc*, îlots de tubes criblés.

augmente de volume ; ces organes sont le plus souvent disposés par plages.

Parenchymes. — Ces derniers augmentent aux dépens des éléments lignifiés et fréquemment deviennent collenchymateux. Les tiges quadrangulaires deviennent ailées par l'exa-

gération de développement de ce tissu et les rayons médullaires augmentent en nombre et en diamètre.

Ces parenchymes présentant de grands méats, sont formés de cellules régulières plus ou moins sphériques (*Sambucus Ebulus* L.), ou allongées tangentiellement (*Cardamine hirsuta* L.) ; parfois enfin ces cellules affectent des contours sinueux et des invaginations de leurs parois, qui, augmentant la surface cellulaire, contribuent à développer l'assimilation chlorophyllienne, difficile dans un pareil milieu (*Galium*, *Lampsana*, *Cardamine*). Ce fait rappelle ce qui se passe dans les feuilles très étroites de Conifères.

La moelle, rarement résorbée, est formée de cellules dont les plus larges occupent le centre; elle présente le plus souvent de nombreux méats intercellulaires. Nous n'avons jamais rencontré d'espèces présentant une lignification de ce tissu.

Dans les feuilles, le parenchyme palissadique est peu marqué (*Rubus*, *Chrysosplenium*) et peut même disparaître complètement, le limbe est alors formé uniquement de tissu très lacuneux ; de ce fait la chlorophylle et l'amidon y sont rares, l'assimilation est peu intense. M. de Lamarlière (1) a montré en effet que cette action s'exerce avec d'autant plus d'intensité que les assises des cellules en palissades sont plus nombreuses, et Griffon (2) a observé depuis, qu'il s'établit une sorte de compensation entre la forme anatomique et la quantité de granules chlorophylliens.

Certaines espèces présentent de grandes lacunes sous l'épiderme de la crête produite par la nervure centrale de la feuille (*Galium*, *Lampsana*). Dans d'autres espèces, le tissu palissadique existe, mais il présente de grands méats entre les cellules.

Sclérenchyme. — Dans les espèces normalement pourvues d'éléments de soutien, fibres ou cellules scléreuses, ces éléments diminuent et peuvent même disparaître complètement (*Rubus*). Tandis que les tissus scléreux tendent à disparaître,

(1) Géneau de Lamarlière, *Recherches physiologiques sur les Ombellifères* (Th. doct. ès sciences, 2e mémoire, Paris, 1893).

(2) Griffon (Éd.), *L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes* (Ann. Sc. nat. Bot., 8e série, t. X, p. 1).

le collenchyme acquiert des proportions considérables et forme seul l'appareil de soutien.

CYLINDRE CENTRAL. — L'endoderme est formé de cellules allongées tangentiellement, toujours dépourvues de points de subérification.

LIBER. — Les causes extérieures influent sur l'étendue du liber, toujours très réduit dans les plantes des gouffres ; mais les tubes criblés existent, quand même attestant l'utilité de ces organes.

Dans les feuilles, comme dans la tige, la réduction du liber semble compensée par l'augmentation du diamètre des cribles disposés par plages. Les tubes criblés ont un contenu aqueux, alors que les cellules compagnes très nombreuses se distinguent des éléments du parenchyme libérien par un contenu protoplasmique très dense (*Sambucus*, *Chrysosplenium*).

A l'exception des plantes non chlorophylliennes, le liber des plantes supérieures est toujours dépourvu d'espaces intercellulaires. La diminution de la chlorophylle a provoqué le même résultat chez *Lampsana communis* L. (fig. VIII), le liber présente des méats irréguliers, remplis de matières de dégénérescence, fait analogue à ce qui a été observé par Sauvageau (1) chez certaines plantes parasites.

Dans les espèces pourvues de tissu criblé périmédullaire (*Composées*, *Cucurbitacées*), ce dernier subsiste très réduit et les éléments criblés prennent la disposition en plages déjà signalée pour le liber normal. Jamais le liber interne ne disparaît complètement, comme dans les plantes franchement aquatiques telles que *Hippuris*, *Trappa*, *Myriophyllum*.

En résumé, dans les végétaux étudiés ici, le liber, bien que développé plus vite que le bois, persiste quoique réduit, sans être suppléé par aucun organe.

Les tubes criblés groupés en plages par réaction de défense, sont les seuls qui n'aient pas une tendance à s'égaliser avec les autres tissus; les plantes des cavernes n'étant pas absolument aquatiques, cette réduction du liber ne peut être totale.

Pour suppléer aux fonctions chlorophylliennes, il semble que

(1) Mangin, *Sur la substance intercellulaire* (Journ. de Bot., t. II, 1888).

la répartition des principes élaborés ait une plus grande inten-

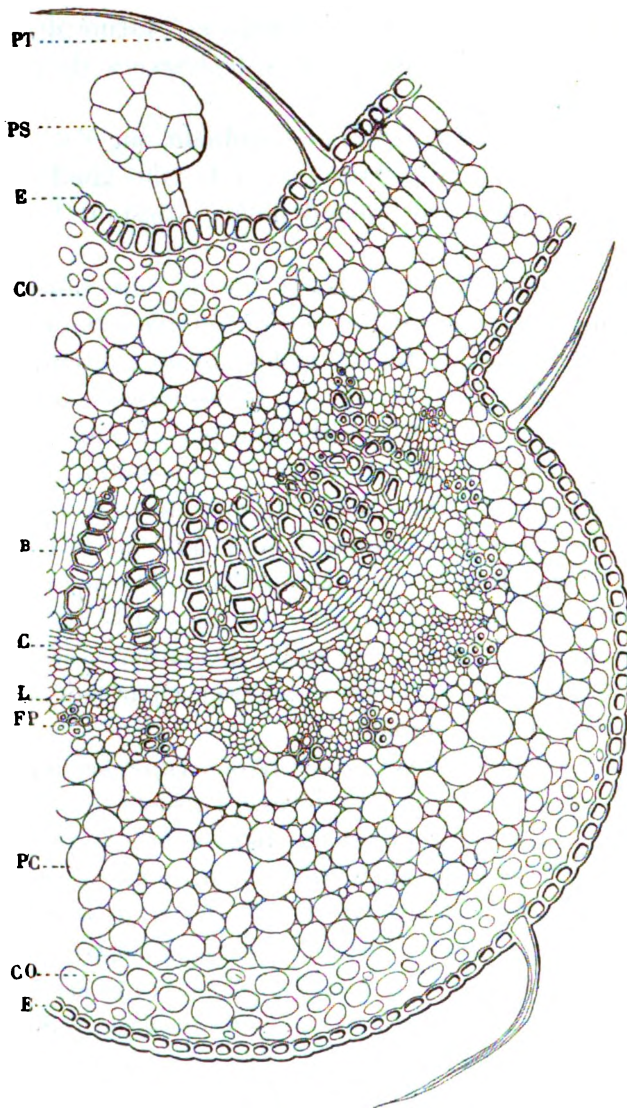


Fig. V. — *Rubus fruticosus* L. — Coupe transversale d'une feuille d'un échantillon normal. Gr. 120 diam. *e*, épiderme; *pt*. poil tecteur; *ps*, poil sécréteur; *co*, collenchyme; *pc*, parenchyme cortical; *l*, liber; *fp*, fibres péricycliques; *c*, cambium; *b*, bois.

sité, ce qui pourrait expliquer le grand diamètre des tubes criblés et le grand nombre des cellules compagnes.

Bois. — Dans les plantes cavernicoles le bois est le tissu qui

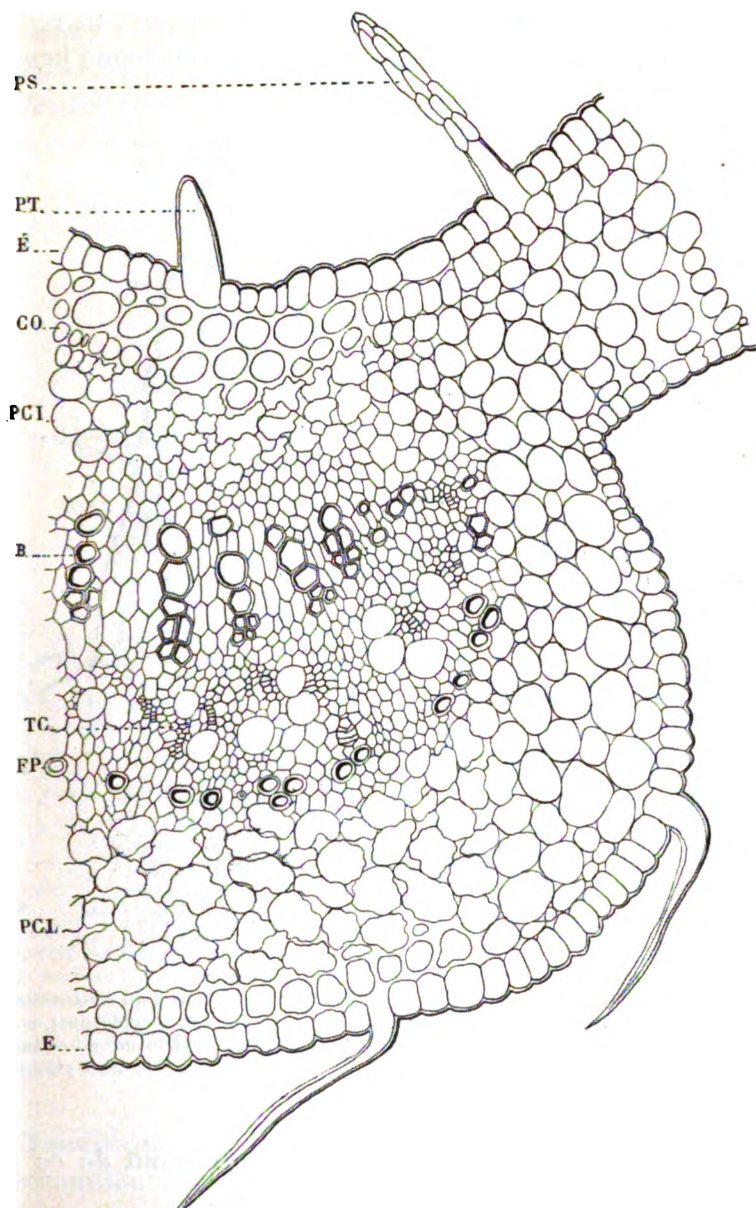


Fig. VI. — *Rubus fruticosus* L. — Coupe transversale d'une feuille d'un échantillon provenant du fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 120 diam. *e*, épiderme ; *pt*, poil tecteur ; *ps*, poil sécréteur ; *co*, collenchyme ; *pci*, parenchyme formé de cellules à invaginations ; *fp*, fibres péricycliques ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *b*, bois.

éprouve la plus grande réduction. Il est parenchymateux et

renferme des vaisseaux d'un diamètre supérieur à ceux des types normaux, à parois minces à peine lignifiées ; ils restent polygonaux, même dans les tiges âgées ; le parenchyme ligneux

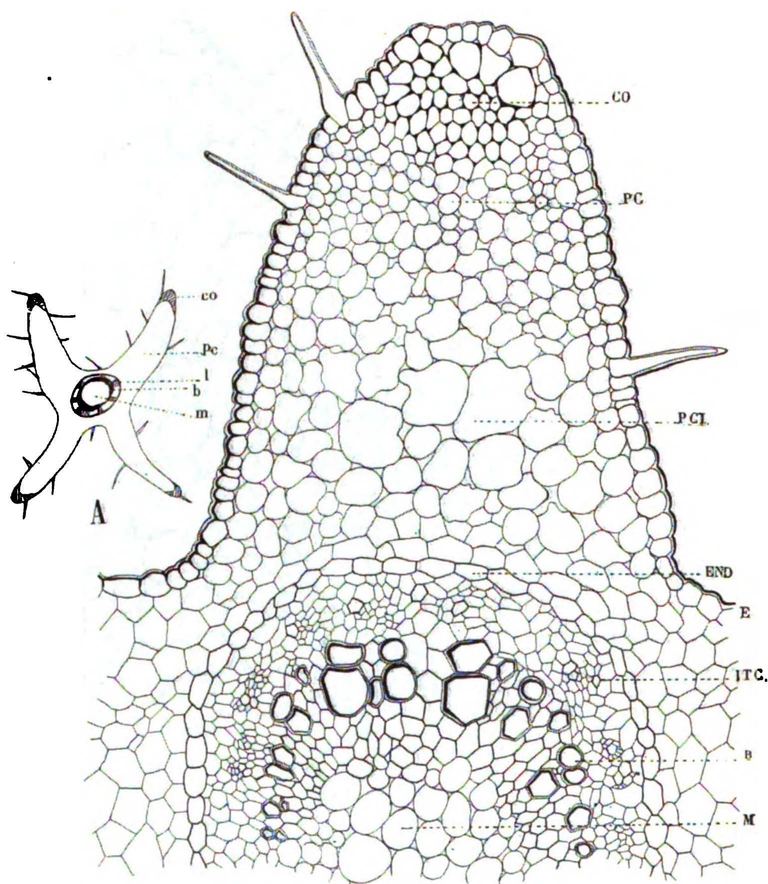


Fig. VII.— *Galium Aparine* L. — Coupe transversale de la tige d'un échantillon du fond du « Buco dei Buoi ». Gr. 120 diam. A, schéma général ; *e*, épiderme ; *co*, collenchyme ; *pc*, parenchyme cortical ; *pci*, parenchyme cortical formé de cellules à invaginations; *end*, endoderme ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

n'étant pas lignifié, les angles des vaisseaux n'ont de ce fait que de légères pressions à subir (*Sambucus*).

La réduction du bois est encore plus accentuée dans les feuilles. Le faisceau libéroligneux de la nervure principale est souvent réduit à 4 ou 5 vaisseaux (*Cardamine hirsuta* L.). Les nervures du limbe n'en renferment souvent qu'un seul

(*Galium*), remplacé parfois par une lacune ou un parenchyme où il est impossible d'apercevoir la tendance à la formation de vaisseaux.

Dans les plantes où le cambium n'a fonctionné que par places, les faisceaux libéroligneux isolés sont plus allongés dans le sens radial où ils subissent une sorte d'étirement (*Lampsana*).

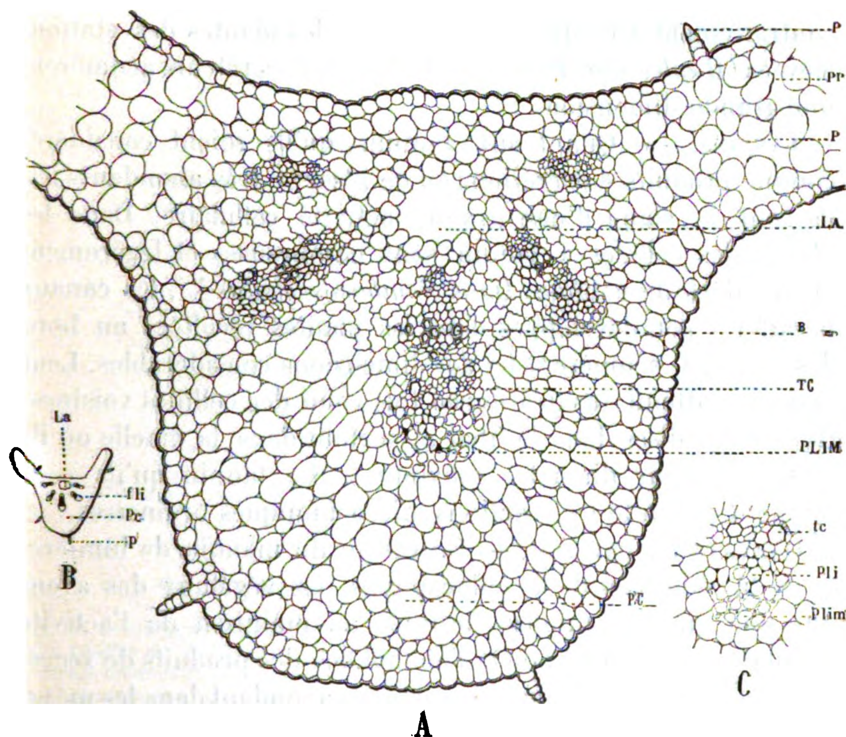


Fig. VIII. — *Lampsana communis* L. — A, Coupe transv. de feuille. Fond du gouffre de Padirac (Lot). B, schéma de la feuille ; C, liber montrant les méats intercellulaires de son parenchyme. Gr. 120 diam. *p*, poil ; *plim*, parenchyme libérien ; *pc*, parenchyme cortical ; *tc*, tubes criblés ; *b*, bois ; *fli*, faisceaux libéroligneux ; *la*, lacune ; *plim*, parenchyme libérien méatifère ; *pp*, parenchyme jouant le rôle de palissadique ; *pl*, parenchyme lacuneux.

Tandis que dans les végétaux normaux il y a le plus souvent concomitance entre les formations libériennes et ligneuses d'origines secondaires, dans les végétaux des gouffres l'apparition du bois est retardée. Dans les tiges, entre les faisceaux primaires et secondaires produits par la première activité du cambium, ce dernier peut fonctionner de nouveau. Dans ce cas

son fonctionnement est inégal et produit des îlots intermédiaires de liber secondaire au-dessous desquels apparaissent parfois, mais tardivement, une ou deux trachées (*Cardamine*).

Appareil sécréteur. — Nous avons vu la grande variation des organes sécréteurs externes; les organes internes sont à peu près fixes, les laticifères et les canaux sécréteurs ne présentent aucune variation (*Hedera Helix*, *Chelidonium majus*), contrairement à ce qui s'observe chez les plantes des stations élevées (*Bupleurum*, *Pinus*),où les canaux sécréteurs acquièrent une grande dimension.

Tannins. — Quant aux tannins, qu'ils soient considérés comme produits d'excrétions ou de réserve, très abondants ici, ils sont le signe d'une grande activité cellulaire. Dans les *Rubus*, les cellules à tannin sont nombreuses et légèrement augmentées de volume. Dans *Sambucus ebulus* L., les canaux tannifères peu développés dans les plantes récoltées au bord des gouffres, acquièrent ici des dimensions considérables. Leur diamètre atteint jusqu'à douze fois celui des cellules voisines. Ils sont localisés dans le liber et surtout dans la moelle où ils atteignent leur diamètre maximum. Le tannin qu'ils contiennent présente les réactions microchimiques ordinaires.

Oxalate de calcium. — En raison du manque de lumière, et de la réduction de la chlorophylle, les végétaux des avens ont une vie très intense destinée au maintien de l'activité cellulaire de la plante; de là l'abondance des produits de sécrétion, notamment l'oxalate de calcium, abondant dans les mésophylles lacuneux (*Bryonia*) ou palissadiques des feuilles, où la cellule cristalligène peut occuper toute la hauteur de cette zone (*Rubus*).

Nous avons vu précédemment la grande réduction des grains chlorophylliens; il nous a donc semblé intéressant de chercher comment dans la plante ces derniers se trouvaient localisés.

Dans les feuilles des échantillons des avens profonds, les grains de chlorophylle sont rares, localisés uniquement dans l'épiderme supérieur; la xanthophylle persiste dans tous les tissus qu'elle colore en jaune clair (*Potentilla verna* L., aven des Trois-Femmes-Mortes, Lozère).

Les coupes de feuilles des plantes provenant d'avens à large

ouverture, montrent des cellules à protoplasma clair, aqueux comme dans les plantes soumises à l'étiolement. La chlorophylle est répartie dans tous les tissus ou localisée autour des nervures (*Rubus*) dans le tissu palissadique, à l'endroit où il est le plus profondément situé. Ce fait montre que les assises externes des feuilles, bien que jouant le rôle d'écran par rap-

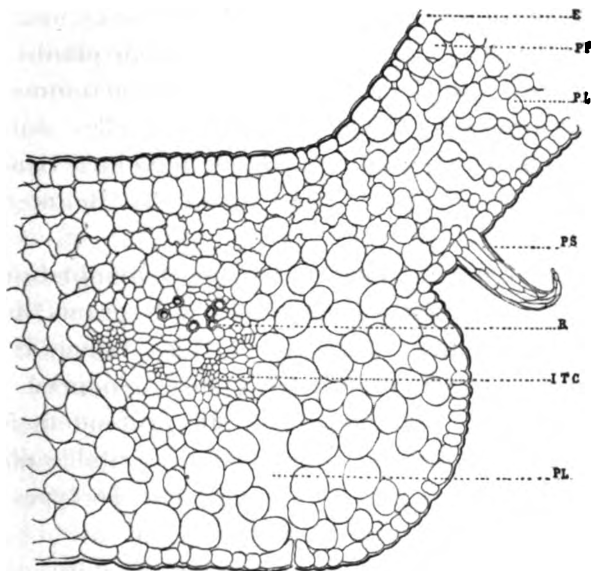


Fig. IX. — *Chrysosplenium oppositifolium* L. — Coupe transversale de feuille. Fond du gouffre de Padirac. Gr. 40 diam. *e*, épiderme ; *ps*, poil sécréteur ; *pl*, parenchyme lacuneux ; *itc*, tubes criblés en îlots ; *b*, bois ; *pp*, parenchyme palissadique ; *pl*, parenchyme lacuneux.

port aux assises situées au-dessous, gênent très peu la production des chloroplastides dans les tissus profonds.

Dans la plupart des cas, les chloroplastides sont disposés le long des parois des cellules arrondies, formant toute la masse du limbe de la feuille ; parfois ces éléments chlorophylliens forment un V à ouverture tournée vers l'épiderme supérieur (*Mercurialis*, *Arabis*, *Bryonia*). L'obscurité augmente-t-elle, les chloroplastides gagnent l'épiderme (*Rubus*, *Lampsana*, *Mercurialis*) ; on les rencontre même dans les poils formés de 4 ou 5 éléments cellulaires (*Arabis*, *Mercurialis*).

Dans les plantes grimpantes (*Bryonia dioica* Jq.), les feuilles

reçoivent les rayons lumineux sur les deux faces, les grains de chlorophylle gagnent les parties externes, et même les deux épidermes, tandis que le milieu du mésophylle en est dépourvu.

Certaines espèces présentent des feuilles ou fractions dépourvues de chlorophylle, et constituent des plantes semblables aux types panachés. Ces feuilles partiellement ou totalement décolorées (*Sambucus*, *Rubus*), ont une structure différente de celles restées vertes, sur la même plante; le mésophylle est moins épais, et si ces dernières fonctionnent comme leurs congénères de la surface du sol, elles doivent être moins assimilatrices, ainsi que l'ont démontré Senebier (1), de Saussure (2), Cailletet, Engelmann (3), Bonnier et Mangin (4).

Dans le but de compenser le peu d'assimilation par les feuilles, certaines plantes contiennent des grains de chlorophylle dans les parties externes de la tige. Lorsqu'il existe un collenchyme, ce dernier en est toujours dépourvu, mais les éléments verts peuvent se retrouver plus profondément, jusque dans les rayons médullaires. Il y a là un véritable phénomène de suppléance, comme on en a observé dans les types à feuilles réduites (*Cactées*, *Euphorbes cactiformes*, etc.).

En résumé, les plantes vasculaires de la flore cavernicole subissent l'influence du milieu, et leur structure anatomique rappelle de très près celle des végétaux aquatiques (réduction et disparition des poils, réduction du bois, etc.), bien que le liber interne ne disparaisse pas complètement.

Non seulement il y a un déplacement des éléments chlorophylliens, mais encore l'appareil propre à la chlorophylle diminue et peut même disparaître. La réduction de l'assise palissadique diminue l'épaisseur de la feuille, contrairement à

(1) Senebier, *Forêts et bois, arbres et arbustes; physiologie végétale* (Encycl. méthod. et physiol. végétale, Blanquart de Septfontaine, t. IV, p. 275).

(2) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804, p. 34-36.

(3) Engelmann, *Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière* (Arch. néerlandaises, t. XII, 1888, p. 1-57).

(4) Bonnier et Mangin, *L'assimilation chlorophyllienne séparée de la respiration* (Ann. Sc. nat. Bot., 7e série, t. III, 1886, p. 5).

ce qui s'observe chez les plantes alpines (*Lotier*, *Brunella*, *Fragaria*) où l'exposition au grand soleil augmente le nombre des assises palissadiques (1).

La vapeur d'eau saturant l'atmosphère des gouffres, agit encore en absorbant certaines radiations lumineuses, notamment les violettes, qui sont assimilatrices. La lumière arrive de ce fait plus active et la stimulation qu'en éprouve la feuille se traduit par l'expansion des parenchymes et une assimilation plus active. De ces deux causes résulte malgré le peu de lumière qu'ils reçoivent, une résistance plus grande des végétaux cavernicoles.

Ces faits sont confirmés par l'étude des plantes arctiques vivant à un faible éclairement dans une atmosphère brumeuse. Les coupes y montrent, en effet, une réduction de l'appareil ligneux, et du parenchyme palissadique, des méats dans les parenchymes toujours formés de cellules arrondies.

Au point de vue des variations histologiques, les plantes des gouffres occupent le milieu entre les espèces aquatiques et les végétaux arctiques. Elles présentent les caractères particuliers suivants :

Réduction de l'appareil pilifère et des poils sécréteurs externes, contrairement au tissu sécréteur interne invariable.

Augmentation de l'appareil de soutien cellulosique (collenchyme) aux dépens des éléments sclérifiés ; diminution de la zone ligneuse.

Localisation par plages des tubes criblés peu nombreux ; augmentation du nombre des cellules compagnes et présence de méats intercellulaires dans le parenchyme libérien.

Disparition, en tout ou en partie, de l'appareil palissadique ; parenchymes très lacuneux, souvent formés de cellules dont les parois fortement invaginées ont, de ce fait, une plus grande surface d'assimilation.

Les causes des modifications ainsi observées sont dues : 1° A la réduction de l'intensité lumineuse, les variations histologiques étant en rapport avec la largeur et la profondeur du gouffre ; 2° à l'état hygrométrique de l'air ; 3° à la température ambiante.

(1) G. Bonnier, *Observat. sur la flore alpine d'Europe* (Ann. Sc. nat. Bot., 8e série, t. X, p. 5).

Depuis longtemps l'attention des botanistes avait été attirée

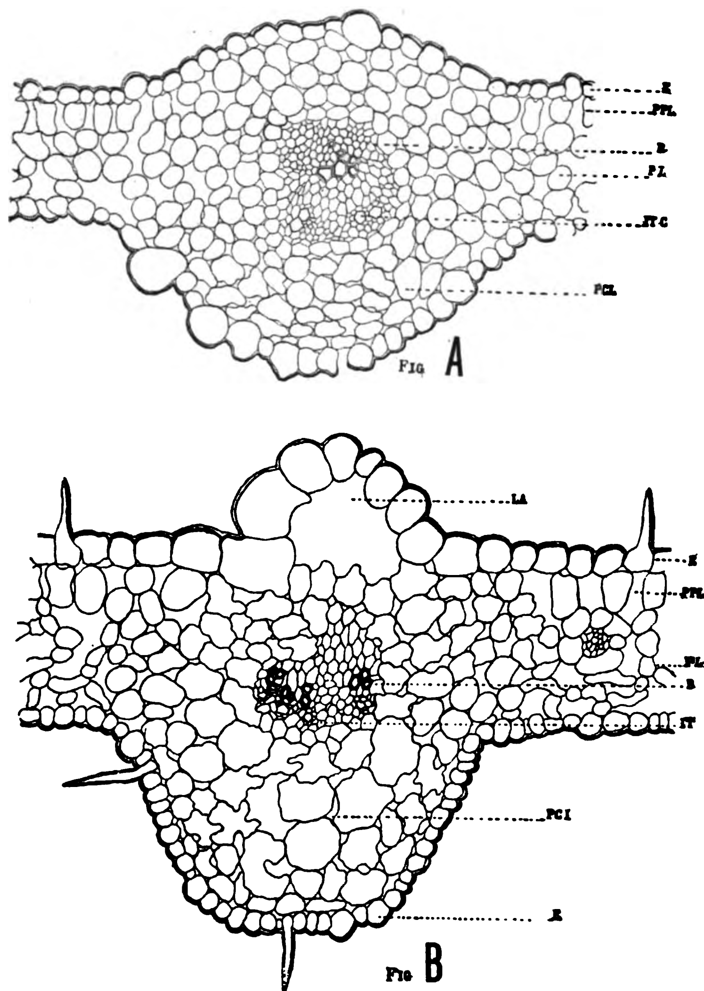


Fig. X. — A, coupe transversale d'une feuille de *Cardamine hirsuta* L. — B, coupe transversale de la feuille de *Galium Aparine* L. — Fond du gouffre de Padirac (Lot). Gr. 40 diam. *e*, épiderme ; *itc*, îlots de tubes criblés ; *b*, bois ; *pci*, parenchyme formé de cellules à invaginations ; *pcl*, parenchyme cortical lacuneux ; *ppl*, parenchyme palissadique lacuneux ; *pl*, parenchyme lacuneux ; *la*, lacune.

par l'influence de l'intensité lumineuse sur la structure des plantes. Kraus (1), Rauwenhoff (2), Costantin (3) ont étudié le

(1) Kraus, *Landw. Vers. Stat.* t. XX, 1877, p. 415.

(2) Rauwenhoff, *Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent à l'ombre* (Ann. Sc. nat. Bot., 6ᵉ série, t. IV, 1876).

(3) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 6ᵉ série, XVI 1883, p. 5 à 176).

rôle de l'obscurité complète. Stahl (1) a comparé les différences anatomiques des végétaux suivant qu'ils se développent au soleil ou à l'ombre, conditions qui se réalisent souvent dans la nature. Ils ont remarqué la réduction des parenchymes palissadiques et des granules chlorophylliens, fait observé uniformément chez tous les végétaux des cavernes.

Mais, dans ce cas, deux facteurs au moins agissent en même temps pour modifier la structure : l'éclairement et l'état hygrométrique. M. Dufour (2) est arrivé à isoler le premier de ces facteurs et à déterminer la part qui lui revient dans les variations anatomiques obtenues à l'ombre ou au soleil. Il a vu ainsi que les plantes élevées à la lumière étaient plus développées, plus volumineuses, à floraison plus riche, à nombreux stomates, à cellules épidermiques plus grandes, plus cutinisées. Le tissu palissadique est plus marqué et les chloroplastides plus nombreux et plus gros. Tous ces caractères sont précisément le contraire de ceux observés chez les végétaux des avens, soumis à peu de lumière.

Mais l'état hygrométrique joue un grand rôle dans les variations anatomiques des plantes étudiées par nous. Wiesner a montré, en effet, l'influence de l'humidité sur la structure des plantes. M. Lothelier (3), puis Bonnier (4) ont montré que les plantes élevées en milieu humide augmentaient de surface; on voit diminuer leur épaisseur, l'appareil palissadique, la différenciation de leur appareil végétatif. Comme nous n'avons pas dans les plantes cavernicoles une continuité dans l'éclairement les réductions persistent, d'autant que l'humidité des gouffres est parfois très grande. Or, plus l'état hygrométrique est élevé, plus la structure des feuilles se simplifie et plus l'épaisseur du mésophylle se trouve diminuée.

Nous donnons, ci-dessous, l'état hygrométrique de l'air de

(1) Stahl, *Ueber den Einfluss der sonnigen oder schattigen Standortes* (Zeitsch. f. Naturwiss. Iena, 1883, XVI, 38 p., 1 pl.

(2) Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. Sc. nat. Bot., 7e série, t. V, Paris, 1887, p. 311).

(3) Lothelier, *Recherches sur les plantes à piquants* (Rev. gén. de Bot., t. V, 1893, p. 518).

(4) G. Bonnier, *Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées* (Rev. gén. de Bot., t. IV, 1894, p. 505).

quelques cavités, comparé à celui des régions arctiques ou des Alpes.

Ile Jan-Mayen	92,2
Au Spitzberg	80
Grands-Mulets	66
Grottes du Trilobite (Yonne)	16,22
— de l'Ours (id.)	18,75
— de la Roche-Percée (id.)	29,00
— des Fées	20,21
Gouffre sous les Fées (Yonne)	60,00
Grotte de l'Égouttoir (Yonne)	22,22

La température basse influe également sur la structure des plantes. Or, ici, dans les gouffres ou cavernes, la température est en général peu élevée, ainsi que le montre le tableau suivant :

	Mars.	Août.	Sept.	Déc.
Gouffre de Padirac, températures moyennes.	6° C.	13° C.	18° C.	13° C.
Grotte de la Balme (Ain)	»	»	18°,4	»
Glacière de la Grâce de Dieu	»	1°,4	0° ou 1	»
Mines d'Autun	»	14°,0	»	»
Bucco della Acqua Fredda, près Bologne	»	»	»	15°,0
Cogolo della Guerra Vicentin	»	»	13°,0	»
Gouffre dei Buoi, près Bologne	»	13°,0	»	12°,5
Catacombes de Paris	12°,2	14°,0	13°,0	11-12°

La température moyenne de la plupart des cavités est de 13° centigrades.

Or, M. Bonnier (1) a montré que pour une différence de 5° seulement avec la température ambiante, l'appareil palissadique subissait une très grande réduction. Or, ici, non seulement la température des grottes est inférieure à celle des causses, mais elle est sensiblement uniforme, contrairement à la température extérieure où les plantes subissent l'action prolongée et non atténuée du soleil durant le jour, et une température froide durant la nuit.

La température peu élevée et sensiblement uniforme du jour et de la nuit contribue donc à rendre les feuilles d'un vert gai, à diminuer le nombre des chloroplastides ainsi que l'étendue du tissu palissadique.

On peut admettre qu'au bout d'un certain temps les plantes cavernicoles deviennent ombrophiles, changent leur structure

(1) G. Bonnier, *Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures externes* (C. R. Acad. des Sc., t. CXXVII, 1878, p. 1143).

anatomique; de là, la quantité moindre d'assimilation, car si ces feuilles développées à l'ombre avaient la même structure que les feuilles développées en plein soleil, peut-être assimileraient-elles mieux que les autres à la lumière diffuse.

Les physiologistes, en effet, à la suite des recherches de Boussingault, Duchartre, Sachs, Wolkoff, Müller, Kreussler, Deherain, Mangin, Famintzin, Reink, ont été conduits à admettre qu'une plante ombrophile semble assimiler autant dans la station où elle est qu'en plein soleil et qu'il y a, pour la fonction chlorophyllienne, des optima d'intensités lumineuses assez différents suivant les plantes.

L'humidité constante, l'obscurité, la température basse, et le plus souvent uniforme, réunissent ici leur action pour produire les mêmes effets chez les végétaux de nos grands gouffres.

CHAPITRE II

Muscinées.

Données générales, affinités et répartition géographique.

En général, les Muscinées forment le fond de la végétation cryptogamique des gouffres, les grottes à flanc de coteau en renfermant au contraire fort peu. On trouve là un certain nombre d'espèces se développant dans les stations ombragées, qui, sous certains rapports, se rapprochent par leurs conditions de celles des cavernes.

Les Mousses, ayant besoin de beaucoup d'humidité pour se développer, trouvent dans les gouffres une atmosphère convenable : le repos de l'air, la faible lumière empêchent l'évaporation et la transpiration des liquides. On sait, en effet, qu'une plante élevée à l'obscurité grandit plus vite et a ses entre-nœuds plus espacés. D'autre part, l'abaissement de la température, qui est en moyenne 7 à 14 degrés, et la pauvreté du substratum ne sont pas sans influence pour la production des déformations observées chez ces plantes.

Comme cela a lieu à la surface du sol, les exigences des espèces des cavernes, par rapport à la lumière, sont très

diverses, et, dans la plupart des cas, les *Hépatiques* se sont montrées moins avides de lumière.

Les modifications morphologiques et anatomiques, souvent présentées par les *Muscinées*, sont en rapport avec les différences dans l'éclairement. Les individus se développant dans les endroits les plus obscurs, sont en touffes plus maigres, plus pâles, et moins denses que leurs congénères développés dans des conditions ordinaires. La base des touffes est décolorée et la vie paraît s'être localisée aux extrémités des rameaux. Fréquemment on les trouve mêlées à des formes mycéliennes pulvérulentes, rappelant certaines symbioses lichéniques des protonemas étudiées par M. Bonnier (1). Mais, lorsque la lumière est plus abondante, la teinte claire, ou vert foncé, domine, au détriment des tons jaunes ou mordorés que présentent souvent les mêmes espèces dans les endroits ensoleillés, à la surface du sol.

Dans les échantillons du fond des avens et des galeries, les feuilles recevant les radiations solaires obliquement, la chlorophylle se masse en bandes disposées face aux rayons incidents.

Nous n'avons jamais rencontré de Mousses à l'obscurité totale. Les espèces rencontrées le plus profondément à l'obscurité partielle appartiennent au genre *Fissidens*.

Le climat et l'altitude ne paraissent pas avoir une influence aussi sensible dans les cavernes qu'au dehors. C'est qu'en effet la température, qui est le facteur variant le plus avec l'altitude et le climat, varie beaucoup moins à l'intérieur des cavités qu'à l'extérieur, les autres conditions externes pouvant rester à peu près semblables. Aussi voyons-nous le *Webera albicans* Schp. des cavernes présenter les mêmes variations à Cherbourg, au niveau de la mer et dans un climat maritime, qu'au Frankenthal, au-dessus de 1000 mètres et dans un climat très rude; tandis que cette même espèce dans les régions alpines, en dehors des cavernes, présente une variation notable, la variété *glaciale* Br. eur. Le *Thamnium alopecurum* Br. eur. et l'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. varient à peu près de la même façon dans les cavernes du Lot, entre 200 et 300 mètres, dans un climat

(1) G. Bonnier, *Germination des Lichens sur les protonemas des Mousses* (Rev. gén. de Bot., I, 1889).

subméditerranéen, que dans les Hautes-Vosges et le Jura. Cependant, la dernière espèce, dans les régions méridionales et en dehors des cavernes, produit des formes spéciales, en particulier la variété *rigidum* N. Boul.

En ce qui concerne la nature du substratum, on trouve fréquemment des espèces saxicoles, plus rarement arboricoles. Parmi les premières, celles qui dominent sont les calcicoles. Les couches calcaires donnant presque exclusivement des cavernes ou avens. Une espèce cependant paraît faire exception, c'est le *Bryum pallens* Sw., considéré généralement comme silicicole. Mais il se présente dans les cavernes calcaires sous une forme telle (var. *pseudo-capillare* Gén.-Lam. Mah.), que l'on peut admettre, jusqu'à plus ample informé, que cette forme doit son origine précisément à la nature calcaire du substratum sur lequel elle se développe.

Dans les terrains siliceux, les vraies cavernes sont plus rares, mais cependant, les cavités humides et peu éclairées ne font pas défaut et leur population bryologique, quoique restreinte, n'est pas à négliger (grottes de Jersey, du Honeck, de Cambounes, Tarn). Elle présente bon nombre de modifications intéressantes pour l'observateur, ou bien elles peuvent avoir leur importance pour la Bryologie générale et même pour la connaissance des variations morphologiques que peuvent subir les plantes de tout ordre sous l'influence du milieu extérieur.

Les cavernes des terrains siliceux possèdent un certain nombre de Muscinées silicicoles qui leur sont propres, comme *Plagiothecium elegans* Br. eur., *P. silvaticum* Br. eur., *Mnium hornum* L., *Webera albicans* Schp., etc., et chez ces espèces on observe des modifications parallèles à celles qui ont été constatées pour les espèces propres aux cavernes des terrains calcaires.

Chez les espèces indifférentes à la nature du sol et qui ont été trouvées dans les cavernes des deux sortes de terrains, lorsque les variations sont poussées à l'excès, on constate la production de variétés et de formes semblables des deux côtés. Ce fait se constate très bien chez le *Thamniun alopecurum* Br. eur. (forma *distans*, *f. complanata*, *f. filescens* et var. *gracile*), chez

l'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. (var. *filiforme*) et chez le *Fegatella conica* Corda. (var. *leptophylla*). Cependant, il doit exister des variations propres, dues à la nature chimique du sol, car nous avons constaté que les formes pâles du *Thamnium alopecurum* Br. eur., paraissent manquer aux terrains siliceux.

Mais si les lichens semblent moins bien s'accommoder du Gypse que du calcaire à l'état de carbonate de calcium, il n'en est pas de même des Mousses qui se présentent ici en coussinets denses, très verts, et en parfait état. Les Hépatiques comme les Mousses, préfèrent le gypse au carbonate de calcium et certaines espèces prennent sur ce sol un développement énorme : tel est le cas de *Neckera crispa* Hedw., *Hypnum rutabulum* L., *Madotheca lævigata* Dum., etc. Certaines Mousses absorbent et assimilent de telle façon le sulfate de calcium très soluble que les folioles sont couvertes d'une fine poussière blanche (*Encalypta streptocarpa* Hedw.).

Les Mousses xérophiles ou subxérophiles ont le dessus sur les espèces hygrophiles, dans la plupart des excavations se montrant dépourvues de cours d'eau souterrains ou présentant tout au plus des suintements le long des parois. D'ailleurs, l'air y est relativement sec et chaud ; tout semble donc favoriser le développement des espèces xérophiles : Aussi ne faut-il point s'étonner de voir *Barbula ruralis* Hedw., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Grimmia apocarpa* Hedw., *G. pulvinata* Sm., *Orthotrichum saxatile* Brid., *Thyidium abietinum* Br. eur., etc., généralement fréquents dans le voisinage, pénétrer plus ou moins profondément dans les cavernes et conserver presque intactes les armes dont la nature les a munies contre un excès de transpiration : poils, papilles, disposition en coussinets denses, etc.

Cette sécheresse relative du substratum et de l'atmosphère explique aussi l'absence presque complète des Hépatiques plus généralement adaptées aux milieux frais ou humides. Une seule espèce se rencontre dans ces circontances, le *Madotheca platyphylla* Dum. et c'est une des moins hygrophiles.

Dans les cavités pourvues d'eau, ou d'un ruisseau souterrain, on rencontre les types des endroits frais et ombragés, comme

Rhynchostegium tenellum Br. eur., *Hypnum velutinum* L., ou même relativement humides, comme *Hypnum filicinum* L. et *Thamnium alopecurum* Br. eur. Aucune espèce submergée n'a été rencontrée souterrainement.

L'*Eucladium verticillatum* Br. eur. mérite une mention spéciale. Cette espèce, même quand elle vit en plein air, recherche toujours les suintements d'eaux fortement chargés de calcaire. En devenant souterraine, elle conserve ses habitudes. Dans les grottes les plus sèches [grotte du Trilobite (Yonne), de Castagnero Vicentin], comme dans les plus humides [grotte de l'Égouttoir et des Moulineaux (Yonne), de la Balme (Ain), Cogolo delle Tette, della Guerra Vicentin, la Grâce de Dieu (Jura)], sitôt qu'il se forme des suintements le long des parois, on la voit apparaître et se développer.

Souvent elle est accompagnée d'autres organismes qui sont des mycéliums de champignons et constituent une véritable symbiose; d'autres fois elle est alliée à une Nostocacée du genre *Lyngbia*.

Dans les cavités humides et froides exposées au nord, on trouve des espèces qui ne se sont pas rencontrées dans les cavernes plus chaudes, ce sont des espèces à affinités plutôt boréales : *Hylocomium triquetrum* Br. eur., *Hypnum Schreberi* Willd., *H. cuspidatum* L., *H. filicinum* L., *Thamnium alopecurum* Br. eur.

Tels sont rapidement exposés, les caractères généraux de la flore bryologique des cavernes. Après avoir examiné les relations de cette dernière avec la flore superficielle avoisinante, nous décrirons les déformations les plus générales observées chez les plantes de ce groupe.

Enfin, nous terminerons le chapitre ayant trait au Muscinées par quelques essais expérimentaux, et l'exposé des conclusions ressortissant à l'étude particulière des représentants de ce groupe de Cryptogames adaptés à la vie cavernicole.

Affinités géographiques des Muscinées des cavernes.

Le rapport que présentent les Muscinées des cavernes considérées spécifiquement avec la flore bryologique des régions

environnantes, montre l'origine des espèces qui ont peuplé les diverses cavités explorées jusqu'à ce jour.

L'origine de ces espèces n'est pas toujours facile à rechercher, car dans plusieurs cas, on ne connaît pas suffisamment à fond la flore bryologique avoisinante, pour pouvoir affirmer avec certitude que telle espèce, prise en particulier, manque ou existe dans la contrée, et que sa présence dans telle caverne est due à une origine proxime ou éloignée. Cependant, dans la plupart des cas, on connaît suffisamment les données générales de la bryogéographie pour pouvoir, par comparaison, arriver à des conclusions certaines.

Il est à remarquer que la population bryologique des différentes cavernes, quoique tendant à s'égaliser grâce aux conditions extérieures uniformes, ne perd pas tout caractère individuel ou au moins régional. Ce qui précède s'applique donc seulement à un certain nombre de Muscinées qui sont communes à beaucoup de cavernes explorées jusqu'ici. Mais, à côté de ces espèces ubiquistes, il s'en trouve d'autres spéciales aux cavernes de chaque région. Ce fait est dû à ce que la végétation bryologique des cavernes est toujours sous la dépendance étroite de la flore extérieure qui lui fournit des germes fréquemment renouvelés qui sont l'origine des individus cavernicoles.

L'ensemble de la flore bryologique se divise, comme on sait, en trois grandes régions principales, la région méditerranéenne, dite région de l'Olivier, la région sylvatique et la région Alpine, qui ont été très bien définies et étudiées par M. l'abbé Boulay (1). C'est la division que nous adopterons ici.

Peu de grottes ont été explorées jusqu'à maintenant au point de vue bryologique sur le territoire même de la région méditerranéenne. Seules, celles du massif de la Gardiole (Hérault) nous ont fourni quelques Mousses.

Aucune espèce caractéristique absolue de la région de l'Olivier n'a encore été constatée dans ces grottes. Les conditions spéciales, surtout celles de température et de sécheresse, exigées par les espèces à proprement parler méditerranéennes, ne parais-

(1) N. Boulay, *Étude sur la distribution géographique des Mousses en France*, Paris, 1877.

sent pas devoir se rencontrer dans les cavernes, même dans celles qui sont situées sur le territoire de la région.

Ce qui domine dans ces cavités, ce sont les espèces qui, très fréquentes et très répandues dans la région de l'Olivier, peuvent cependant s'en éloigner et s'étendre dans la région sylvatique; en particulier dans le sud-ouest, l'ouest et le nord de la France, tout en suivant de plus en plus étroitement le littoral de l'Océan et de la Manche, car, à mesure qu'elles s'avancent dans les contrées septentrionales, elles cherchent dans la douceur relative du climat maritime une moyenne de température qui soit en rapport avec celle de leur véritable patrie.

Parmi ces espèces émigrantes, les *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., ont été constatées à la grotte de la Madeleine (Hérault).

L'élasticité assez grande de ces plantes, surtout en ce qui concerne la température, leur permet d'habiter des stations relativement froides, telles que les grottes, stations plus froides que celles exigées par les espèces méditerranéennes proprement dites. La constance de la température qu'elles y rencontrent peut compenser aussi jusqu'à un certain degré le manque d'intensité de cette dernière condition de développement.

Sous le rapport de la lumière, l'*E. striatulum* Br. eur. est peu difficile. Il en est de même de l'*E. circinnatum* Br. eur. L'un et l'autre savent se contenter des stations ombragées, et l'on a constaté depuis longtemps que le premier produit une forme adaptée aux lieux sombres, la variété: *cavernarum* Mdo. De plus, une humidité moyenne n'est pas non plus pour nuire à ces espèces. Malgré cela, l'*E. circinnatum* Br. eur. se rencontre parfois dans des stations tout à fait sèches et ensoleillées et se conduit alors comme une véritable xérophile. Il est d'ailleurs à remarquer que dans les cavernes il recherche les places les moins humides.

Quant au *Leptodon Smithii* M., bien qu'il ait normalement une station arboricole et xérophile, il présente aussi parfois une variété *filescens* Ren., forme d'adaptation sous laquelle on le rencontre dans les cavités fraîches des rochers. C'est aussi en partie sous cette forme qu'il pénètre dans la caverne de la Madeleine.

D'autre part, l'*Orthotrichum saxatile* Brid., qui a été recueilli en compagnie des espèces précédentes, dans les grottes du massif de la Gardiole, est aussi commun dans la région méditerranéenne que dans la région sylvatique. Sa station est xérophile et il habite les rochers calcaires. On ne doit donc pas s'étonner de le rencontrer à l'entrée des grottes relativement sèches, creusées dans un sol calcaire.

Il serait intéressant de savoir si dans certaines grottes plus humides de la région méditerranéenne, on ne pourrait trouver des Muscinées caractéristiques de la région des forêts, manquant à la région méditerranéenne ou ne s'y rencontrant qu'accidentellement. Le fait n'est pas invraisemblable, au contraire, mais nos recherches sur ce point sont restées jusqu'ici sans résultats.

1° Tarn.

Les grottes explorées dans le département du Tarn (grottes de Caucalières, grottes de la Montagne-Noire, etc.), bien que situées dans une contrée qui, sous bien des rapports, se rapproche de la région méditerranéenne, n'ont présenté aucune ou presque aucune affinité avec la flore bryologique de cette dernière région (1).

Les Muscinées qui y ont été recueillies se rattachent entièrement à la région sylvatique. Il est vrai que l'altitude intervient ici pour modifier fortement l'aspect de la flore, plusieurs de ces grottes étant en effet à une altitude de 500 mètres. Beaucoup d'espèces qui y ont été constatées ont une aire de dispersion très vaste, ne caractérisent aucune région et sont par conséquent douées d'exigences peu limitées, au moins sous le rapport de la lumière. Elles sont pour la plupart saxicoles, ou peuvent l'être au moins accidentellement (*Hypnum cupressiforme* L., *Hypnum molluscum* Hedw., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Bryum argenteum* L., *Orthotrichum affine* Brid., *Barbula muralis* Hedw., *Grimmia pulvinata* Sm., *Frullania Tamarisci* Dum., *Madotheca platyphylla* Dum., etc.)

(1) Martin-Donos (De) et Jeanbernat, *Florules du Tarn*, 2e partie, in-8°, 1867.

On trouve, en somme, dans les grottes du Tarn, explorées jusqu'aujourd'hui, la végétation des plaines basses de la partie moyenne et septentrionale de la France, qui se rattache le plus souvent à la zone inférieure de la région sylvatique. Fait à remarquer, on n'a pas encore constaté dans ces grottes l'existence de ces espèces qui font partie des extensions de la région méditerranéenne. Mais il nous paraît vraisemblable, étant donnée la position géographique de la contrée, que cette lacune pourra être comblée quelque jour par des explorations plus étendues.

2° Lozère.

Nous avons étudié dans la Lozère des cavités variant de 30 à 219 mètres de profondeur, toutes possèdent une flore sensiblement voisine, et dès l'ouverture les espèces sont déjà bien mal représentées. A l'orifice et sur les parois des puits quelques espèces sont mélangées aux Lichens et aux Hépatiques (*Hypnum alopecurum* L., *H. crista-castrensis* L., *H. rutabulum* L., *Neckera crispa* Hedw., *Pterogonium gracile* Swartz., *Gymnostomum curvirostrum* Hedw.

Des nombreuses espèces répandues à la surface des causses (1), quelques-unes seulement occupent l'orifie et exceptionnellement gagnent le fond (*Fissidens adianthoides* Hedw).

Si la flore Phanérogamique des causses rappelle celle du midi de la France et de la région méditerranéenne, ce facies, qui tend à disparaître dans la distribution des Mousses, n'est plus représenté que par de rares espèces (*Hypnum circinnatum* Brid., *Barbula membranifolia* Hook., *B. inermis* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., *Fabronia pusilla* Radd., *Gymnostomum calcareum* N. et H.).

Tandis que quelques espèces, rares ici, sont habituellement communes dans le midi (*Barbula aloides* Br. eur., *Pottia minutula* Br. eur., *Fissidens décipiens* De N., *Grimmia crinata* Brid.), la flore bryologique des causses lozériens (2) et celle

(1) Prost, *Liste des Mousses, Hépatiques, Lichens observés dans le département de la Lozère* (Mém. de la Soc. d'Agr. comm. Sc. et Art de Mende, t. II, 1829).

(2) N. Boulay, *Notice sur les travaux bryologiques de Prost dans les environs de Mende* (*Lozère*) (Rev. bryol., 1874).

de leurs avens, qui en est le diminutif, se rapprochent de celle du Plateau Central ou mieux du Jura supérieur.

3° Lot.

Les cavités des causses du Lot, qui ont été le mieux explorées jusqu'à maintenant et qui ont fourni aussi les résultats les plus abondants, ont livré à l'observateur des faits intéressants concernant la bryogéographie. Placées comme les grottes du Tarn dans une contrée appartenant à la région sylvatique, elles sont à une altitude un peu plus faible qui ne dépasse pas en général 350 mètres. On sait que nombreuses sont les Phanérogames méditerranéennes qui ont été trouvées dans les causses du Lot, qui ne sont pas dépourvues d'une certaine analogie avec les garrigues de la région de l'Olivier. Nombreuses sont aussi les Mousses qui se trouvent dans le même cas et, parmi les plus caractéristiques, nous citerons : *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Grimmia orbicularis* Br. eur., *Barbula inermis* Bruch., *Barbula squarrosa* De Not., *Trichostomum crispulum* Br. eur., *Gymnostomum tortile* Schw., etc., qui foisonnent dans les endroits les mieux appropriés du causse de Gramat.

Des types de Muscinées répandus presque uniformément par toute la France, chacun avec une abondance plus ou moins grande, tels que *Hypnum cupressiforme* L., *H. commutatum* Hedw., *H. filicinum* L., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. crassinervium* Br. eur.. *Brachythecium rutabulum* Br. eur., *B. glareosum* Br. eur., *Camptothecium lutescens* Br. eur., *Neckera complanata* Br. eur., *Fissidens taxifolius* Hedw., *F. bryoides* Hedw., *Lophocolea bidentata* Nees., la plupart peuvent, d'après leurs exigences propres, pénétrer plus ou moins profondément dans les cavernes, les uns plus xérophiles, restant au bord, les autres plus ombrophiles, allant jusqu'au fond. Si on examine la série des Muscinées trouvées dans les cavernes du Lot, série qui se compose actuellement d'une cinquantaine d'espèces bien constatées, on en trouve un nombre assez considérable qui se rattachent sans difficulté à la catégorie des extensions de la région médi-

terranéenne. Ces espèces sont : *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Barbula inermis* Bruch. *B. tortuosa* W. M., *Fissidens decipiens* De N. et *Eucladium verticillatum* Br. eur.

Ces espèces sont généralement bien représentées dans le causse environnant, tout au moins dans les anfractuosités ombragées des rochers, où elles cherchent la fraîcheur nécessaire à leur développement. On ne doit donc pas s'étonner de les retrouver dans les cavernes de la région qui leur présentent une station éminemment favorable sous ce rapport.

D'autre part, on trouve dans ces mêmes grottes, en compagnie des espèces précédentes, les Muscinées les plus caractéristiques et les plus répandues de la région sylvatique et qui apparaissent dès la base de celle-ci. La position géographique des grottes du Lot, les plaçant en réalité dans la région sylvatique, il est naturel que des représentants de la flore de cette région s'y rencontrent en majorité. Les principales espèces sont: *Hypnum molluscum* Hedw., *Amblystegium serpens* Br. eur., *Plagiothecium denticulatum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium murale* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *E. striatum* Br. eur., *Brachythecium rivulare* Br. eur., *Thyidium abietinum* Br. eur., *T. tamariscinum* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H et T., *Neckera crispa* Hedw., *Mnium affine*, Schr., *M. stellare* Hedw., *Bryum capillare* L., *Barbula inclinata* Schw., *Gymnostomum tenue* Schr.

Parmi ces espèces, un certain nombre s'élèvent assez haut dans les montagnes, et peuvent même atteindre la base de la région alpine. Mais elles sont dispersées dans la région sylvatique d'une façon continue. Elles sont même toutes fréquentes dans la zone sylvatique inférieure ; mais une attention particulière doit être accordée aux espèces telles que : *Hypnum palustre* L., *Orthothecium intricatum* Br. eur. et *Plagiochila interrupta* Dum. qu'on trouve à Padirac et qui se relient d'une façon spéciale à la zone sylvatique moyenne, restant généralement très rares et comme exceptionnelles dans la zone inférieure. Plus remarquable encore est le *Gymnostomum rupestre* Schw., du même gouffre de Padirac, qui appartient par sa distribution géographique à la région subalpine.

Il en résulte que dans le gouffre de Padirac (Lot) on trouve côte à côte des représentants de la plupart des degrés de l'échelle d'altitude des Muscinées et des espèces méditerranéennes croissent côte à côte avec des espèces de montagnes assez élevées. L'uniformité dans les conditions de chaleur et d'humidité est sans doute une des causes de ces phénomènes.

Il faut noter que l'*Orthothecium intricatum* Br. eur. paraît manquer dans les environs de Padirac et il n'est signalé au plus près que dans les Cévennes, où il est d'ailleurs très rare. Le *Plagiochila interrupta* Dum. manque également dans tout le Plateau Central. Il en est de même du *Gymnostomum rupestre* Schw.

On ne peut donc attribuer à ces Muscinées des cavernes, une origine proxime comme aux autres espèces qui ont des représentants dans les environs. Il faut admettre, dans ce cas, un transport éloigné.

4° Corrèze.

Les cavités calcaires de la Corrèze et celles des terrains granitiques du Cantal présentent une flore bryologique qui est un diminutif de celle des régions environnantes. Cette dernière offre plusieurs points de similitude avec les montagnes élevées d'Ussel dont les sommets atteignent 900 mètres d'altitude (1).

Pour ne citer qu'un exemple, nous mentionnerons le *Brachyodus trichodes* N. et Horn, petite mousse signalée sur les hauts plateaux du Puy-de-Dôme et que nous retrouvons non seulement dans les environs de Tulle, mais encore aux portes de Brives, où elle pénètre dans quelques cavités.

5° Yonne.

Les cavernes de la vallée de la Cure (Yonne), situées, dans la région sylvatique, se sont surtout peuplées d'espèces de cette

(1) E. Rupin, *Catalogue des Mousses, Hépatiques et Lichens de la Corrèze*. Limoges, 1895.

(2) Ravin, *Flore de l'Yonne* (Bull. Soc. des Sc. de l'Yonne, 2e série, 1875, 116 p. et 76 pl.).

région la plupart communes (2) ; la majeure partie de leur population bryologique est donc d'origine proxime. Toutefois on y constate fréquemment et sous des formes intéressantes le *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. d'origine méditerranéenne et qui paraît décidément un des habitants le plus assidu des grottes à roches calcaires.

On y rencontre également une forme de *Bryum* très curieux, que nous avons rattachée au *B. pallens* Sw., sous le nom de variété *pseudo-capillare*. Si, comme nous le pensons, cette forme dérive réellement du *Bryum pallens* Sw., ce serait une espèce d'origine éloignée, appartenant à la zone sylvatique subalpine.

6° Jura.

La flore des cavernes du Jura des départements du Jura et du Doubs, est constituée par une trentaine d'espèces bien établies, de la zone sylvatique moyenne. Les principales sont : *Hypnum molluscum* Hedw., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Neckera crispa* Hedw., *Mnium stellare* Hedw., *M. affine* Schw. ; etc.

C'est en réalité le reflet de la flore superficielle (1), composée d'espèces calcicoles amies de l'ombre et de l'humidité. Aussi un certain nombre de ces espèces trouvant ces conditions réunies, dans les grottes s'y développent-elles abondamment (*Isothecium rufescens* Huebn., I. *intricatum* N. B., *Hypnum palustre* L., *Gymnostomum curvirostrum* Hedw.).

Un certain nombre de ces espèces existent dans les cavités du midi ; d'autres, qui y font défaut, forment ici le fond de la végétation (*Isothecium myurum* Brid., *Orthothecium rufescens* Br. eur.). Il faut également signaler l'abondance du *Gymnostomum calcareum* Nees., et de *Timmia megapolitana* Hedw. qui d'ordinaire deviennent de plus en plus rares à mesure que l'on s'éloigne du midi, et aussi du *Gymnostomum curvirostrum* Hedw., espèce caractéristique du Jura où elle recherche les eaux chargées de carbonate de calcium ; elle trouve dans les cavernes,

(1) N. Boulay, *De la distribution des Mousses dans les Vosges et le Jura* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXI, 1874, p. LXXI). — Id., *Flore cryptogamique de l'Est, Muscinées*, Paris, 1872, 1 vol. in-8.

notamment celles creusées dans les tufs (Baume-les-Messieurs, Jura) des conditions favorables de développement.

7° Vosges.

Les Muscinées vosgiennes proviennent surtout de la chaîne des Vosges, aussi bien de la partie granitique que de la région gréseuse. Celles du granit ont été récoltées au Honeck dans le Frankenthal Keller vers 1 100 mètres d'altitude, puis aux environs du Rudelin entre 700 et 900 mètres. Quant aux échantillons des grès, ils proviennent des cavités des environs de Vexancourt.

Toutes ces cavernes des Vosges sont peuplées (1) uniquement d'espèces appartenant à la région sylvatique, au voisinage desquelles elles se trouvent (2).

8° Ile Jersey.

Une grotte creusée dans le granit de la falaise de la Corbière, dans l'île de Jersey, nous a fourni deux espèces, les *Eurhynchium myosuroides* Br. eur. et *Fissidens bryoides* Hedw., qui appartiennent toutes deux à la région sylvatique.

9° Pas-de-Calais.

Des excavations peu profondes, mais bien abritées et parfois très obscures qui se trouvent sous les rochers portlandiens de la falaise du cap Gris-Nez (Pas-de-Calais) nous ont permis de recueillir deux espèces appartenant aux extensions de la région méditerranéenne : *Eurhynchium striatulum* Br. eur. et *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. qui toutes deux avaient déjà été rencontrées dans la contrée environnante mais très rarement. Elles sont accompagnées de *Eurhynchium prælongum* Br. eur. et *Zygodon rupestris* Lindb. qui appartiennent à la région sylvatique.

(1) J. Maheu, *Sur quelques Muscinées cavernicoles des terrains siliceux* (Cong. pour l'avanc. des Sc., Angers, 1903.

(2) N. Boulay, *Flore cryptogamique de l'Est ; Muscinées*, Paris, 1872, 1 vol. in-8°. — *De la distribution géographique des Mousses dans les Vosges et le Jura* (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. XVIII, 1871, p. 178).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Cavités du Cap Gris-Nez.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **N.** *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. **N.** (1). *Zygodon viridissimus* Brid. — **Normale.**

Ile Jersey.

Eurhynchium myosuroides Br. eur. **Normale,** *Fissidens.*

Vosges.

Grottes du Honeck dans le Frankenthal Keller.

Plagiothecium elegans Br. eur. **D.**
— *elegans* Br. eur. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
— *formes : filescens.* G. Lam. et Mah.
— — *complanata.*
— — *palleur.*
— — *Hecartii.*
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Mnium hornum L. **D.**
— *undulatum* Neck. **D.**
Mnium affine Br. eur. **D.**
Id. **N.**
Mnium punctatum L. **N.**
Webera albicans Schimp. **D.**
Var. cavernarum G. Lam. et Mah.
Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
Plagiochila asplenoides Dum. **D.**
Metzgeria furcata Dum. **N.**
Fegatella conica Corda. **N.**
— — Var.
Leptophylla Gen. Lam. et Mah.

Grottes du Rudelin.

Eurhynchium myosuroides Br. eur. **N.**
Plagiothecium elegans B. eur. **D.**
Mnium hornum L. **D.**
Mnium undulatum Neck. **D.**
— — — **N.**
— *punctatum* L. **N.**

Grottes de Vexancourt.

Plagiothecium elegans Br. eur. **D.**
Fissidens taxifolius Hedw. **N.**
Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
Metzgeria conjugata Lindb. **N.**

Jura.

Doubs.

Glacière de la Grâce de Dieu.

Hypnum cupressiforme L. **N.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Hypnum molluscum Hedw. **D.**
Isothecium myurum Brid. **N.**
Eurhynchium Stokesii Br. eur. **D.**
— *prælongum* Br. eur. **D.**
Orthothecium rufescens Br. eur. **N.**
Neckera crispa Hedw. **D.**

(1) La lettre **N.** indique que l'espèce est restée normale, la lettre **D.** que la mousse a subie une déformation due à l'action de milieu.

Neckera complanata Br. eur. **D.**
Timmia megapolitana Hedw. **D.**
Mnium stellare Hdw. **D.**
Fissidens adianthoides Hedw. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **N.**
Madotheca lævigata Dum. **D.**
Marchantia polymorpha L. **N** et **D.**

GROTTE DU LISON.

Thamnium alopecurum Br. eur. **N.**
Hypnum commutatum Hedw. **N.**
Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Gymnostomum curvirostrum Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **N.**
Lophocolea bidentata Nees. **D.**
Aneura pinguis Dum. **N.**

GROTTE DU BOUT DU MONDE.

Hypnum commutatum Hedw.
Rhynchostegium tenellum Br. eur.

GROTTE D'OSSELLE.

Eurhynchium pumillum Br. eur. **N.**
Amblystegium confervoides Br. eur. **D.**
Mnium affine Schw. **N.**

GROTTE DE BAUME-ARCHÉE.

Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
Isothecium myurum Brid. **N.**
Mnium stellare Hedw. **D.**
Fissidens adianthoides Hedw. **N.**
— *taxifolius* Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur. **N.**

GROTTE DE VEAUX.

Isothecium myurum Brid. **N.**
— *intricatum* N. Boul. **D.**
Thamnium alopecurum Br. eur. **D.**
Hypnum molluscum Hedw. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur.
Mnium affine Schw. **D.**

GROTTE SARRAZINE.

Isothecium myurum Brid. **D.**
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **N.**
Anomodon viticulosus H. et. T. N.
Cinclidotus riparius Br. eur.
Fissidens taxifolius Hedw. **D.**
Gymnostomum curvirostrum Hedw. **D.**
Plagiochila asplenoides Dum. **N.**

Jura.

GROTTE D'IVRAYE.

Isothecium myurum Brid. **N.**
Neckera complanata Br. eur. **N.**
Neckera crispa Hedw. **N.**
Eucladium verticillatum Br. eur.

GROTTES DES TUFS A BAUME-LES-MESSIEURS.

Orthothecium rufescens Br. eur. **D.**
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Mnium affine Schw. **D.**
Mnium stellare Hedw. **N.**
Fissidens taxifolius Hedw. **N.**
Gymnostomum calcareum Nées.
Eucladium verticillatum Br. eur. **N.**

Environs de Paris.

Carrières de Chatillon (puits Savart, rue de Paris).

Barbula muralis Hedw. N.
— *ruralis* Hedw. N.
Barbula subulata Hedw. N.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.

Carrières de Montreuil (dites des Beaumonts).

Funaria hygrometrica Hedw. N.
Bryum argenteum L. D.

Carrières de Romainville.

Funaria hygrometrica Hedw. N et D.
Eucladium verticillatum Br. eur. N et D.

Carrières d'Arcueil.

Hypnum cuspidatum L. N.
— *cupressiforme* L. D.
Barbula subulata Hedw. N.
— *muralis* Hedw. N.

Fond des puits des carrières abandonnées de Chatillon.

Hypnum cupressiforme L. D.
— *rutabulum* L. N.
— *sericeum* L. N.
Barbula muralis Hedw. N.
— *subulata* Hedw. N.
— *lævipila* Brid. N.

Carrières de craie de Meudon.

Hypnum. sp ! D.
Leskea polycarpa Ehrh. N.

Fontainebleau.

Grotte des Brigands (entrée).

Rhynchostegium tenellum Br. eur. N.

Anfractuosités du mont Chauvet.

Plagiothecium silvaticum Br. eur. D.

Champagne.

Carrières de Wez.

Thamnium alopecurum Br. eur. D.

Yonne.

Grotte de l'Ours (Cure).

Homalothecium sericeum Br. eur.
Grimmia pulvinata Sm.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. D.
— var. *Macilentum* G. L., Mah.
Bryum pallens Sw. D.

GROTTE DU TRILOBITE.

Anomodon viticulosus H. et T.
Orthotrichum saxatile Brid.
Barbula ruralis Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.

GROTTE DE L'HYÈNE.

Hypnum velutinum Br. eur. D.
Fissidens bryoides Hedw. D.
Encalypta streptocarpa Hedw. D.

GROTTE DES FÉES.

Hypnum molluscum Hedw.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Grimmia apocarpa Hedw.

GOUFFRE OU PERTE SOUS LES FÉES.

Hypnum purum L.
— *molluscum* Hedw.
— var. *Gracillimum* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium striatum Br. eur.
Anomodon viticulosus H. et T. D.
— voisin de *Apiculatus* Br. eur. D.
Thyidium abietinum Br. eur.
Madotheca platyphylla Dum.

GROTTE DE LA ROCHE PERCÉE.

Eurhynchium velutinum, var.
Macilentum G. Lam. et Mah.
Rhynchostegium tenellum Br. eur.
Var. *Macilentum* G. Lam. et Mah.

GROTTE DE NERMONT.

Eurhynchium prælongum Br. eur. D.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.

GROTTE DE L'ÉGOUTTOIR.

Hypnum molluscum Hedw. D.
— *Schreberi* Willd. N.
Eurhynchium prælongum Br. eur. D.
Hypnum cuspidatum L. N.
Orthotrichum affine Schrad. N.
Thyidium abietinum Br. eur. D.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.

GROTTE DES NOMADES.

Hypnum purum L. N.
Hypnum molluscum Hedw. D.
— var. *Gracillimum* G. Lam. et Mah.
Eurynchium prælongum Br. eur. N.
Barbula fallax Hedw. D.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.
— var. *latebricola* G. Lam. et Mah.

GROTTE DES MOULINEAUX.

Hypnum filicinum L. D.
— var. *Tenue* N. Boul.
Thamnium alopecurum Br. eur. N.
Thamnium alopecurum Br. eur. D.
Rhynchostegium rusciforme Br. eur. D.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.

Ain.

GROTTE DE LA BALME.

Thamnium alopecurum Br. eur. N.
Rhynchostegium tenellum Br. eur.

CUVES DE SASSENAGE.

Hypnum cuspidatum L. N.
— *lutescens* Huds. N.
Eurhynchium prælongum Br. eur. N.
— *Teesdalei* Sch. D.

Massif du Pelvoux.

GROTTE AU-DESSUS DE L'ECHENDA (1 800 m. d'alt.).

Hypnum palustre L.
— *cupressiforme* L.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. N.
— *depressum* Br. eur. N.

Lozère.

Mousses des Avens des Causses : Méjean et Sauveterre.

AVENS DEL PAYROL, DE BLANQUEFORT, PLO DEL BIAU, CAMBOS PLANOS.

Hypnum alopecurum L.
— *crista-castrensis* L. N.
— *Rutabulum* L. D.
Thamnium alopecurum Br. eur. D.
Neckera crispa Hedw. D.
— *complanata* Br. eur. D.
Gymnostomum curvirostrum Hedw.
Pterogonium gracile Hedw.

AVENS DU CAUSSE DE SAUVETERRE.

Eurhynchium Stokesii Br. eur. (Aven près le Rozier).
Eurhynchium prælongum Br. eur. (Aven de Gousinhès).
Plagiothecium elegans Br. eur. (Aven de Gousinhès).
Fissidens adianthoides Hedw. (Aven de Gousinhès).
Fissidens taxifolius Hedw. (Avens des Trois-Femmes-Mortes et de Blanquefort).
Fissidens bryoides Hedw. (Aven sans nom, près Blanquefort).

AVEN DE COSTOS-PLANOS.

Thamnium alopecurum Br. eur.
Eurhynchium Stokesii Br. eur.
Encalypta streptocarpa Hedw.
Barbula sp.! D.

AVEN DE CORGNES (prof. 103 m.).

Hypnum Rutabulum L. D.
— *cupressiforme* L. D.
Brachythecium populeum Br. eur. N.
Mnium undulatum Hedw. D.
Fissidens adianthoides Hedw. D.
— var. *major*.
— — *forma* D.
Neckera crispa Hedw. D.

Tarn.

PERTE DE LA RIVIÈRE DU THORÉ.

Hypnum cuspidatum L. D.
Amblystegium confervoides Br. eur. N.
Rhynchostegium murale Br. eur. N.
Fontinalis antipyretica L. N.
Pellia epiphylla Corda.

GROTTE DES SCHISTES DE CAMBOUNES.

Hypnum cupressiforme L. D.
Grimmia apocarpa Hedw. N.

Grottes de Caucalières et de Font-Brandesque (près Labruguière).

Hypnum cupressiforme L.
— *confertum* Dicks.
Fontinalis antipyretica L.
Rhynchostegium murale Br. eur.
— *rusciforme* Br. eur.
Orthotrichum sp ! D.
Bryum argenteum L. D.
— var. *lanatum* Schimp.
Eucladium verticillatum Br. eur. D.
Grimmia sp. !
Frullania dilatata Dum. N.
Pellia epiphylla Corda N.

Grotte de la Fendeille (près Sorrèze).

Hypnum scorpioides L.
Homalia trichomanoides Br. eur.
Orthotrichum affine Schrad.
Grimmia apocarpa Mer.

Grotte du Calel (près Sorrèze).

Hypnum cupressiforme L.
— var. *uncinatum* N. Boul.
— *molluscum* Hedw.
— — var. *condensatum* Sch.
— — var. *squarrosulum* N. Boul.
Anomodon viticulosus Hook.
Orthotrichum affine Schrad.
Barbula muralis Timm.
Grimmia pulvinata Sm.
Frullania tamariscii Dum.
Madotheca platyphylla Dum.
Jungermannia attenuata Lindb.
Lejeunia serpillifolia Lib.

Corrèze.

Grottes des environs de Brives.

Hypnum confervatum Dicks. D.
Grotte de Lieura.
Hypnum tenellum Dicks. D.
Grotte des Anglais.
Hypnum Teesdalei Smith.
Grotte de Malesmart.
Eurynchium Stokesii Br. eur.
Grottes de Planchetorte et de Bellet.
Hypnum molluscum Hedw. D.
Toutes grottes signalées ici.
Hypnum denticulatum L. D.
— var. *densum* Sch. N.
Grottes de Malecroix.
Hypnum heteropterum R. spr. N.
Grottes de Malecroix, de Morel, de Turenne.
Barbula subulata Hedw.
Grotte du Tunnel.
Barbula tortuosa W. et M.
Grottes du Tunnel et des Anglais.
Ceratodon purpureus Brid.
Grotte de Mauriolles.
Campylopus flexuosus Brid.
Grottes de Dastres.
Campylopus fragilis Br. eur.
Grotte du tunnel de Galop.
Fissidens crassipes Wils. D.
Grotte de Cambo-Negro.
Weisia viridula Brid.
Grotte Liarac.
Weisia fugax Hedw.
Grotte de Bellet.

Tetraphis pellucida Hedw. — Grottes de Marajou.

Cantal.

Grottes des environs d'Aurillac (grotte du Pendu).

Hypnum Stokesii Turn.
Bryum turbinatum Schw.
— var. *imbricatum*.
Bryum crudum Schr.
Barbula subulata Hedw.
Leskea sericea Hedw.

Lot.

GOUFFRE DE PADIRAC (103 m. prof.).

Hypnum cupressiforme L. **N**.
— var. entre *lacunosum* Brid.. et *imbricatum* N. Boul. **D**.
Hypnum cupressiforme L.
— var. entre *tectorum* Schimp. et *Ericetorum* Schimp.
Hypnum molluscum Hedw. **D**.
— *triquetrum* L.
— *Lutescens* Hedw.
— *palustre* L. **D**.
— *commutatum* Hedw. **D**.
— *filicinum* L. **D**.
— — var. *crassinervium* Rew.
Pterogynandrum filiforme Hedw. **D**.
Thamnium alopecurum Br. eur. **D**.
— forme *Gracile* Gen. Lam. et Mah.
Rhynchostegium tenellum Br. eur. **D**.
— *rusciforme* Br. eur. **D**.
— *murale* Br. eur. **D**.
Brachythecium rivulare Br. eur. **N**.
— *rutabulum* Br. eur.
Camptothecium lutescens Br. eur. **N**.
Amblystegium leptophyllum Schimp.
Thyidium tamariscinum Br. eur. **D**.
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D**.
— — var. *atrovirens* Sch.
Eurhynchium Stokesii Br. eur. **N**.
Seule cavité où cette espèce ne se rencontre pas déformée.
Eurynchium crassinervium Br. eur. **N**.
— *Teesdalei* Schimp. **N**.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
— *striatum* Br. eur. **D**.
— *striatulum* Br. eur. **D**.
Anomodon viticulosus H. et T.
Mnium affine Schw. **N**.
Mnium stellare Hedw. **D**.
Bryum capillare L.
Webera prolifera **D**.
Barbula tortuosa W. et M. **D**.
— *inclinata* Schw. **D**.
— *inermis* Bruch. **N**.
— *fragilifolia* W. et M. **D**.
Fissidens decipiens de Not. **D**.
— *taxifolius* Hedw. **D**.
— *adianthoides* Hedw. **D**.
— — var. *major*.
— *pusillus* Wils. **D**.
Rhacomitrium heterostichum Brid. **D**.
Gymnostomum rupestre Schw. **D**.
— — var. *tenue* Schr.
Orthotrichum intricatum Br. eur.
Hedwigia ciliata Ehrh. **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Gyroweisia tenuis Br. eur. **D**.

Hépatiques.

Mesophylla nigrella N. Boul.
— *stillicidiorum* N. Boul.
Aplozia riparia Dum.
Lophocolea bidentata Nees.
Madotheca platyphylla Dum.
Lejeunia calcarea Lib.
Pellia epiphylla Corda.
— *calycina* Nees.
Fegatella conica Corda **D**.
— — var. *leptophylla* Mah.

GOUFFRE DE RÉVEILLON.

Hypnum filicinum L. **D**.
— — var. *crassinervium* Br. eur.
Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— — var. *laminatum* N. Boul.
— *tenellum* Br. eur. **D**.
— *depressum* Br. eur. **N**.
Amblystegium serpens Br. eur.
Thamnium alopecurum Br. eur.
— f. *filescens* Gen. Lam. et Mah.
Eurhynchium prælongum Br. eur.
— var. *atrovirens* Schimp.
Mesophylla nigrella N. Boul.
— *stillicidiorum* N. Boul.
Eurhynchium prælongum Br. eur.
— *filiforme* Gen. Lam. et Mah.
Eurhynchium striatum Br. eur.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
Anomodon viticulosus H. T. **D**.
Mnium affine Schw. **D**.
— *stellare* Hedw. **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D**.
Gyroweisia tenuis Br. eur. **N**.
Madotheca platyphylla Dum.
Pellia epiphylla Corda.
Fegatella conica Corda **D**.

GOUFFRE DU SAUT DE LA PUCELLE.

Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— var. *vulgare* N. Boul.
Amblystegium wallis-clausæ Brid. **D**.
— var. *atrovirens* Brid.
Brachytecium glareosum Br. eur. **N**.
Thamnium alopecurum Br. eur. **D**.
Eurhynchium striatum Br. eur.
Neckera crispa Hedw. **D**.
Mnium stellare Hedw. **D**.
Fissidens taxifolius Hedw. **D**.
Eucladium verticillatum Br. eur. **D**.
Mesophylla nigrella N. Boul.
Lophocolea bidentata Nees.
Fegatella conica Corda **D**.

GROTTES DE PICAREL.

Rhynchostegium rusciforme Br. eur.
— *tenellum* Br. eur. **D**.
Thamnium alopecurum Br. eur. **D**.
— — var. *pseudo-rusciforme* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium crassinervium Br. eur. **D**.
— *Teesdalei* Schimp. **D**.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
Eurhynchium prælongum Br. eur.
Anomodon viticulosus H. et T.
Neckera complanata Br. eur.
Fissidens decipiens de Not.
— *bryoides* Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Lejeunia calcarea Lib. **D**.

Hérault.

GROTTE DE LA MADELEINE (PRÈS FRONTIGNAN).

Hypnum scorpioides L.
— *cupressiforme* L. **D**.
Homalia trichomanoides Br. eur.
Brachythecium velutinum Br. eur.
Pterogynandrum filiforme Hedw.
Leptodon Smithii Mohr. **D**.
— *filescens* Ren. **N**.
Isothecium striatum Spr.
Isothecium striatum var. *saxicola* Br. eur.
Eurhynchium striatulum Br. eur. **D**.
— *circinnatum* Br. eur. **D**.
Bryum capillare L.
Rhacomitrium heterostichum Brid.
Orthotrichum saxatile Brid. **N**.
Grimmia pulvinata Sm.

Charente.

GROTTE DE LAROCHEFOUCAULD.

Hypnum cuspidatum L. **N**.
Brachythecium rivulare Br. eur. **N**.
Eurynchium prælongum Br. eur. **D**.

Italie.

Province de Bologne (Gypses).

AVEN DES BOEUFS (BUCO DEI BUOI). Profond., 54 mètres.

Hypnum molluscum Hedw. **D**.
Eurhynchium prælongum Br. eur. **D**.
— *Stokesii* Br. eur. **D**.
— *confervoides* Brid.
— *tenellum* Br. eur. **D**.
— — var. *macilentum* Gen. Lam. et Mah.
Anomodon viticulosus H. et T. **D**.
Mnium affine Schw. **D**.
— *undulatum* Neck.
Fissidens adianthoides Hedw. **D**.
Encalypta streptocarpa Hedw. **D**.
Marchantia polymorpha. L
Fegatella conica Corda **D**.

BUCO DELLA ACQUA FREDDA.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— *Stokesii* Br. eur. **D.**
Eurhynchium tenellum Br. eur.
— — var. *macilentum* G. Lam. et Mah.
Eurhynchium pumillum Sch.
Webera albicans Sch.
Jungermania sp.! **D.**

LA CROARA.

Hypnum murale Hedw.
— *chrysophyllum* Brid.
Barbula revoluta Schw.
Leskea polycarpa Ehrh.

AVENS DE GAIBOLA.

Hypnum murale Hedw.
— *chrysophyllum* Brid.
— *cupressiforme* L.
— *molluscum* Hedw.
Leskea polycarpa Ehrh.
Anomodon viticulosus H. et T.
Mnium cuspidatum Hedw.
Barbula revoluta Webs.
Fissidens bryoides Hedw.

Région du Vicentin (Colli Berici).

COGOLO DELLA MURA.

Eurhynchium prælongum Br. eur. **D.**
— — var. *macilentum* Gen. Lam. et Mah.
Mnium affine Schw.
Anomodon viticulosus H. et T.
Grimmia commutata Hübn.
Marchantia polymorpha L. **D.**
Jungermania riparia. Tayl.

COGOLO DELLA GUERRA.

Hypnum serpens L.
— *molluscum* Hedw.
Thamnium alopecurum Br. eur.
Eurhynchium striatulum Br. eur.
— *prælongum* Br. eur.
— *tenellum* Br. eur.
Webera albicans Schp.
Anomodon viticulosus H. et T.
Jungermania riparia. Tayl.
Plagiochila interrupta Dum.
Marchantia polymorpha L.

GROTTES DE CASTAGNERO.

Eurhynchium murale Hedw. **D.**
Barbula muralis Hedw.
Eucladium verticillatum Br. eur.
Marchantia polymorpha L. **D.**
Plagiochila interrupta Dum. **D.**

GROTTES DE TRENES ET COGOLO DELLE TETTE.

Fissidens taxifolius Hedw. **D.**
Eucladium verticillatum Br. eur.
Marchantia polymorpha L.
Plagiochila interrupta Dum.

§ 2. — **Étude des déformations observées chez les Muscinées souterraines.**

Dans le paragraphe précédent nous avons vu que les nombreux échantillons des gouffres appartiennent non seulement aux mêmes genres, mais aux mêmes espèces.

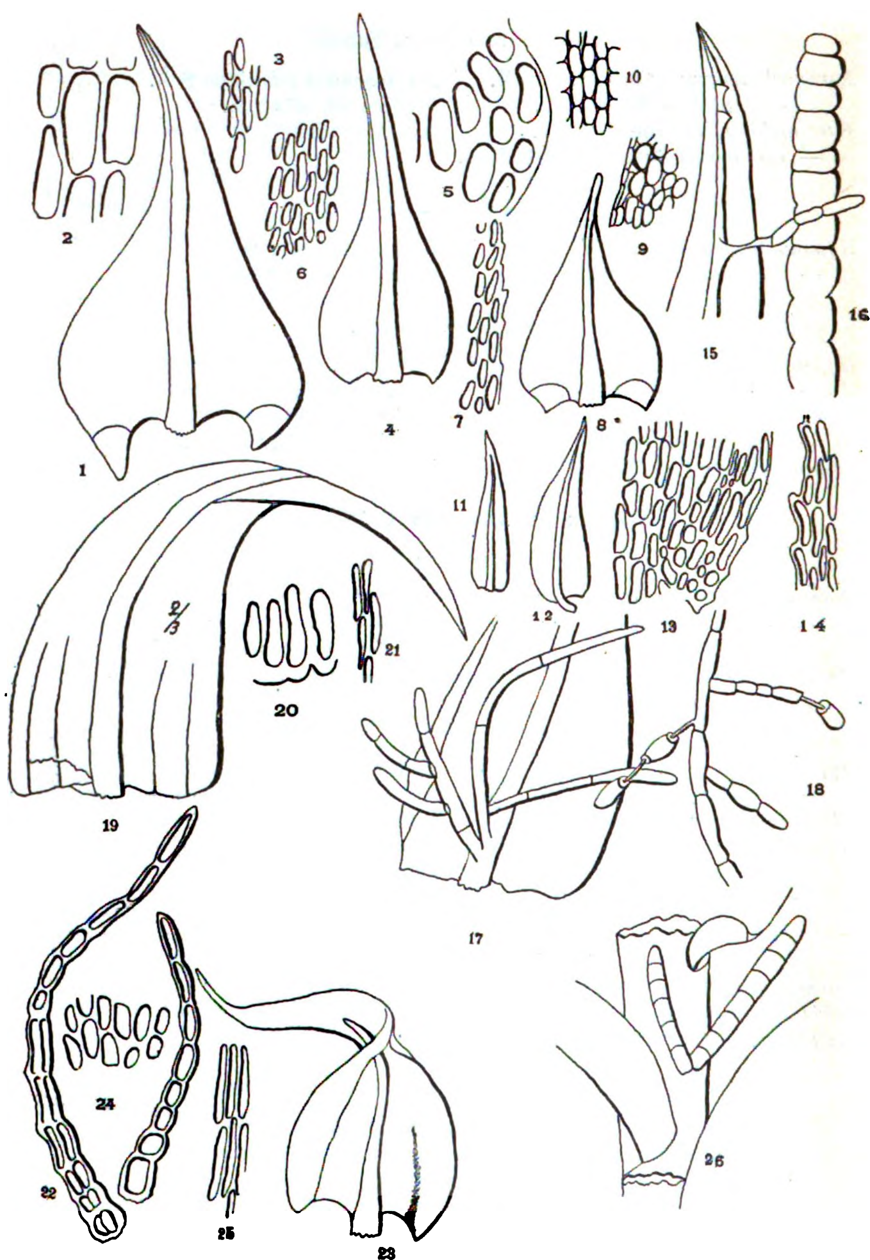


Fig. XI.

1, Feuille caulinaire de *Hypnum filicinum* L. type; 2, cellules des oreillettes; 3, cellules du limbe; 4, feuille caulinaire de *Hypnum filicinum* L. des cavernes, rapprochant de la variété *crassinervium* Ren.; 5, cellules des oreillettes; 6, cellules du limbe; 7, cellules et dents du bord de la feuille; 8, feuille caulinaire de *H. filicinum* L des

Certains furent récoltés exceptionnellement (*Hypnum scorpioides* L., *H. Teesdalei* Sm., *Brachythecium populeum* Br. eur., *Tetraphis pellucida* Hedw.)... d'autres ne se développent qu'à l'entrée des cavités où ils peuvent demeurer complètement normaux (*Hypnum triquetrum* L., *H. splendens* Hedw., *H. Schreberi* Willd., *Pogonatum aloides* P. B., *Bryum crudum* Schr., *Orthotrichum affine* Schrab., *Ceratodon purpureus* Brid., *Zygodon viridissimus* Brid.), ou ne subir que de légères variations (*Hypnum cuspidatum* L., *Eurhynchium myosuroides* Sch.).

Parmi les espèces qui pénètrent plus ou moins profondément : les unes, surtout les espèces aquatiques, ne se développent plus dès que cessent les rayons solaires (*Amblystegium Vallis-clausæ* Brid., *Fontinalis antipyretica* L., *Eurhynchium pumilum* Br. eur.), d'autres gagnent le fond des abîmes, où beaucoup éprouvent de nombreux changements dus aux conditions particulières de milieu (*Hypnum filicinum* L., *Eurhynchium crassinervium* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *E. myosuroides* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Rhacomitrium heterostichum* Brid., *Barbula fallax* Hedw., B. sp !, *Fissidens adiantoides* Hedw., *F. taxifolius* Hedw., *F. crassipes* Wils., *F. pusillus* Wils., *Eucladium verticillatum* Br. eur., etc.), tandis que d'autres en petit nombre ne varient pas (*Amblystegium serpens* Br. eur., *Brachythecium rivulare* Br. eur., *Orthothecium intricatum* Br. eur., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Leptodon Smithii* M., *Grimmia apocarpa* Hedw., *G. pulvinata* Sm., *Campylopus flexuosus* Brid., *C. fragilis* Br. eur., *Fissidens bryoides* Hedw.).

Dans les cavités peu éclairées et relativement sèches les individus sont isolés et maigres (*Encalypta streptocarpa* Hedw., *Orthotrichum saxatile* Brid., *O. affine* Schrad.), formant parfois

---

gouffres profonds ; 9, cellules des oreillettes ; 10, cellules du limbe ; 11 et 12, feuille de l'*Amblystegium leptophyllum* Schimp ; 13, base de la feuille du même ; 14, dents du même ; 15, sommet de la feuille du même montrant les premiers états des filaments protonémiques ; 16, filaments propogulés de l'*A. leptophyllum* Schimp, fortement grossis : 17, base de la feuille du même, montrant un protonéma assez avancé ; 18, rhizoïde protonémique d'*A. leptophyllum* ; 26, portion de tige de *A. leptophyllum*, montrant deux propagules en place ; 19, feuille caulinaire de *Hypnum commulatum* Hedw., normal (échelle un tiers plus petite que la figure 23 ; 20, cellules des oreillettes ; 21, cellules du limbe ; 22, paraphylles du même ; 23, feuille caulinaire d'un échantillon des cavernes de *H. commutatum* Hedw. ; 24, cellules des oreillettes ; 25, cellules du limbe ; 26, filaments protonémiques des tiges.

des groupes d'échantillons rabougris (*E. striatum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur.). Les touffes lorsqu'elles sont encore un peu éclairées sont moyennement développées, d'un vert tendre et non brunâtre (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur.) ; si la lumière diminue elles deviennent déprimées, peu fournies et présentent une base incrustée de calcaire (*Hypnum filicinum* L.). Les gazons volumineux sont peu compacts, vert tendre à la surface, ils sont bruns et décolorés à la base (*Barbula tortuosa* W. et M., *Bryum pallens* Sw., *B. capillare* L.).

Un grand nombre d'espèces qui vivent habituellement en groupes, sont en tiges isolées et pendantes (*Neckera complanata* B. eur., *N. crispa* Hedw.).

Les individus, groupés ou isolés, sont toujours de consistance molle, et plus appliqués sur le sol (*Mnium undulatum* Neck., *M. affine* Schw., *M. hornum* L., *M. stellare* Hedw.). Ils sont le plus souvent d'un vert gai, deviennent vert pâle (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.), et même brun noirâtre (*Amblystegium Vallis-clausæ* Brid., *Plagiothecium silvaticum* Br. eur.). La couleur d'un vert pâle et tendre est due à la station mieux éclairée et plus humide que celle où se développe ordinairement la plante, et où elle prend des teintes jaunâtres (*Hypnum molluscum* Hedw., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Toutes les espèces sujettes à déformations se rencontrent sous des formes variées, se rattachant les unes aux autres pour arriver au type normal (*Thamnium*, *Eurhynchium*, *Hypnum*, etc.). Ces différents états morphologiques montrent parfois les termes de passage entre les différentes variétés des formes terrestres établies par les Bryologues (Exemples : variétés de *Hypnum cupressiforme* L.).

Il se produit chez les espèces cavernicoles deux sortes de variations. Les unes générales, communes à la plupart des espèces rencontrées. C'est ainsi que *Hypnum molluscum* Hedw., *H. commutatum* Hedw., *H. filicinum* L., peuvent arriver à se ressembler tellement qu'il est presque impossible de les distinguer à l'œil nu. Ces variations sont donc identiques pour les espèces étudiées, ainsi *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. Stokesii* Br. eur., *Brachytecium velutinum* Br. eur.,

Rhynchostegium tenellum Br. eur., etc., subissent des déformations parallèles qui seraient méconnaissables si l'on n'avait sous les yeux toute la série des intermédiaires. Mais tandis que chez *Thamnium alopecurum* Br. eur., on a affaire à un type unique qui se modifie, dans d'autres espèces (*Amblystegium serpens* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur.) il y a trois formes principales qui varient à peu près dans le même sens.

Ce sont ces formes que nous avons parfois été obligés de déterminer, mais il ne faut pas oublier que ces déterminations ne sont justifiées que pour des individus vivants en milieux cavernicoles, et ne constituent que des variétés de milieux. Mais à côté de ces dernières, à peu près fixes, il existe des déformations, variant pour les mêmes espèces et qui constitueraient autant de types que d'échantillons récoltés.

Les déformations portant sur les différents organes peuvent se résumer de la façon suivante :

Tige. — Dans la plupart des espèces la tige est exagérément étirée (*Neckera crispa* Hedw., *N. complanata* Br. eur.) et dans les espèces gazonnantes, celles des bords sont plus allongées (*Gymnostomum tenue* Schrad., *Plagiothecium elegans* Schr., *P. silvaticum* Br. eur.).

Les tiges principales peuvent dans la plupart des cas présenter une gracilité extrême (*Hypnum molluscum* Hedw. (*Webera albicans* Sch.). Les tiges principales peuvent être longues et rampantes ou radicantes et émettre des rameaux courts, simples, espacés et ramifiés comme dans le type. (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., *E. circinnatum* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur.) qui peuvent s'effiler et s'enraciner à leur extrémité (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Dans les espèces qui ont de longs stolons traçants, portant çà et là de nombreux rameaux, on remarque une diminution du nombre des tiges verticales et leur espacement sur le rhizome ; de là la gracilité des touffes (*Thamnium alopecurum* Br. eur.). D'ailleurs le rhizome est toujours plus grêle et dans certaines espèces la forte tige qui s'en élève dans le

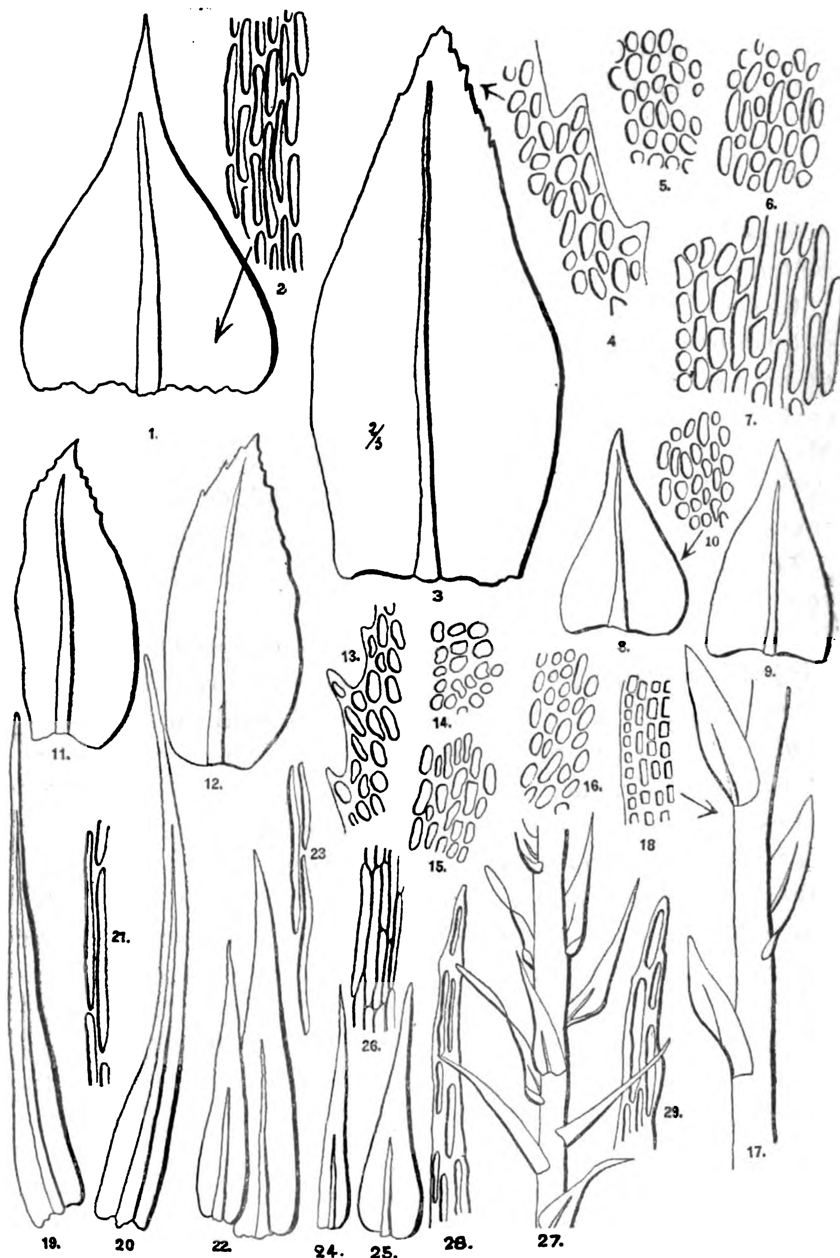


Fig. XII.

1, Feuille caulinaire de *Thamnıun alopecurum* Br. eur. normal (échelle réduite d un tiers); 2, cellules du limbe de la feuille; 3, feuille raméale de *Thamnium alopecurum* Br. eur. normal (échelle réduite d'un tiers); 4, cellules du bord du sommet; 5, cellules plus éloignées du bord, vers le sommet; 6, cellules vers la mi-hauteur

type, manque ici complètement (*Thamnium alopecurum* Br. eur.) et les rameaux émis sont le plus souvent courts et non ramifiés. Certaines espèces sont dépourvues de leurs rameaux noduleux caractéristiques (*Rhachomitrium*).

En général les tiges primaires sont grêles et portent des rameaux courts, ramifiés irrégulièrement, parfois régulièrement pennés, presque dès la base. Ces ramifications sont écartées les unes des autres, ce qui correspond à un allongement plus grand de la tige (*Hypnum filicinum* L.). Dans l'*Hypnum Stokesii* Br. eur., les rameaux complètement bipennés montrent ainsi un caractère exagéré de ce que l'on rencontre parfois normalement dans le type.

Lorsque les échantillons avoisinent une cascade les ramifications supérieures s'allongent et se redressent, ce qui donne à l'ensemble un port fastigié (*Hypnum filicinum* L.).

Dans les cavernes, là où l'éclairement tend à devenir unilatéral, la disposition des rameaux dans un seul plan s'exagère et ce plan est perpendiculaire à la direction de la lumière incidente. L'ensemble des tiges a dans ce cas une orientation unique.

Les tiges sont souvent rougeâtres à la base (*Mnium stellare* Hedw.) ou noirâtres (*Neckera crispa* Hedw.). Dans *Webera albicans* les tiges sont vertes au sommet, roses au milieu et rouges seulement à la base.

Enfin la tige de certaines espèces (*Hypnum commutatum* Hedw.) est recouverte par des rhizoïdes et présente des paraphylles beaucoup moins nombreuses et plus étroites (fig. XI-22).

Feuilles. — Les feuilles sont en général moins nombreuses que dans le type (*Hypnum crista-castrensis* L.), et sont toujours très espacées et inégalement réparties (*Eurhynchium Stokesii*

---

de la feuille; 7, cellules du bord de la base; 8 et 9, feuilles caulinaires du *Th. alopecurum* Br. eur. *des gouffres*; 10, cellules du limbe comparables à la figure 2; 11 et 12, feuilles raméales de la même variété; 13, cellules du bord du sommet; 14, cellules plus éloignées du bord vers le sommet; 15 et 16, cellules vers la mi-hauteur de la feuille; 17, portion d'un rameau effilé portant quelques feuilles; 18, cellules du bord inférieur de la feuille; 19 et 20, feuilles de *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. normal; 21, cellules du limbe de la feuille; 22, feuilles du *R. tenellum* des cavernes; 23, cellules du limbe de la feuille; 24 et 25, feuilles du *R. tenellum*, passant à la var. *macilentum*; 24 provient de l'aven le plus profond; 26, cellules du limbe de la feuille; 27, rameau grêle de la même espèce; 28, sommet d'une feuille normale; 29, sommet d'une feuille d'un individu des cavernes.

Br. eur., *Brachythecium velutinum* Br. eur., *Anomodon viticulosus* H. et T., *Mnium affine* Schw., *M. hornum* L., *M. stellare* Hedw.). C'est surtout dans les rameaux démesurément allongés des bords des touffes que les feuilles deviennent plus allongées et plus distantes (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur., fig. XII, 21 à 29).

Ces feuilles peuvent être disposées normalement ou anormalement sur 2 rangs. La disposition aplatie des feuilles se rencontre dans *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., ce qui fait de ces échantillons la variété *Laminatum* de N. Boulay, si rarement trouvée.

Dans les espèces où, à l'état normal, les feuilles sont disposées régulièrement tout autour de la tige formant un ensemble cylindrique, les feuilles de ces tiges dendroïdes s'orientent à peu près comme chez les *Plagiothecium*, les *Neckera*, les *Homalia*. Cette tendance est surtout exagérée dans les grandes feuilles des tiges dressées où naissent les rameaux moins accentués ou nuls.

Les feuilles dans certains cas peuvent rester sensiblement normales (*Eurhynchium prælongum* Br. eur. Fig. XII), tandis que dans le plus grand nombre des espèces, elles deviennent plus étroites (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium prælongum* Br. eur., *Rhynchostegium depressum* Br. eur., *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., *Hypnum filicinum* L., *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. Fig. XII, comparer 19 et 20 à 22).

La taille des feuilles, le long des rameaux, ne va pas en diminuant graduellement de la base au sommet comme cela a lieu dans les espèces normales, mais il y a des séries alternatives de grandes et petites feuilles, de sorte que la taille, le long d'un même rameau, passe successivement par un certain nombre de maxima et de minima alternatifs, et ceci à des intervalles irréguliers. Ces alternatives nous ont paru en rapport avec des variations dans la nutrition des rameaux, variations qui se trouvent sous la dépendance de l'enracinement plus ou moins profond mais toujours capricieux des rhizoïdes produits au contact des parois humides.

Parfois il existe un mélange de feuilles normales et de feuilles plus petites (*Mnium affine* Schw.). Ces dernières, de

légèrement rondes qu'elles étaient, deviennent plus orbiculaires (fig. XIV, 29) et la portion basilaire peut être rétrécie, manquer complètement (*Mnium affine* Schw., *M. stellare* Hedw.) ou cesser d'être décurrente (*Mnium stellare* Hedw.).

Un grand nombre d'espèces ont leurs feuilles dimorphes. Les caulinaires étant par exemple plus larges, plus triangulaires, les raméales plus étroites et plus ovales (*Thamnium alopecurum* Br. eur., fig. XII, 1 et 3). Dans certaines formes les différences entre les feuilles caulinaires et raméales sont moins accentuées (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., fig. XIII, 13 et 14; comparer à I), mais elles sont toujours plus petites que dans le type.

De deux échantillons cavernicoles, celui qui présente les feuilles les plus réduites provient de l'aven le plus profond (fig. XII, comparer 24 à 25).

Dans quelques espèces (*Hypnum filicinum* L.), les feuilles caulinaires sont plus larges et moins longues que dans le type et de forme bien différente (fig. XI, 1 à 8), tandis que les raméales sont très allongées et se rapprochent davantage du type (fig. XI, 1 à 4).

Malgré leur taille très réduite, les feuilles s'essaient, dans la mesure de leurs moyens, à reproduire les principaux caractères du type. Mais le plus souvent les formes normales sont méconnaissables: les feuilles pouvant subir les variations résumées ci-dessous.

L'allongement du limbe devenu aigu (*Amblystegium leptophyllum* Schimp., fig. XI, 11 et 12) peut s'exagérer encore et les folioles devenir filiformes (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Brachythecium rutabulum* Br. eur., *Brachytecium velutinum* Br. eur., *Webera albicans* Sch.).

Certaines normalement falciformes se redressent (*Hypnum molluscum* Hedw., *H. cupressiforme* L.), tandis que d'autres au contraire se recoubent fortement (*Gymnostomum rupestre* Schw., fig. XV, 30 type, 31 caverne). Une espèce au lieu de feuilles droites montre ces organes spatulés (*Bryum pallens* Sw.), tandis que d'autres présentent simplement des feuilles légèrement décurrentes et rétrécies à la base (*Bryum capillare* L.).

L'*Anomodon viticulosus* H. et T. des cavernes a des feuilles à

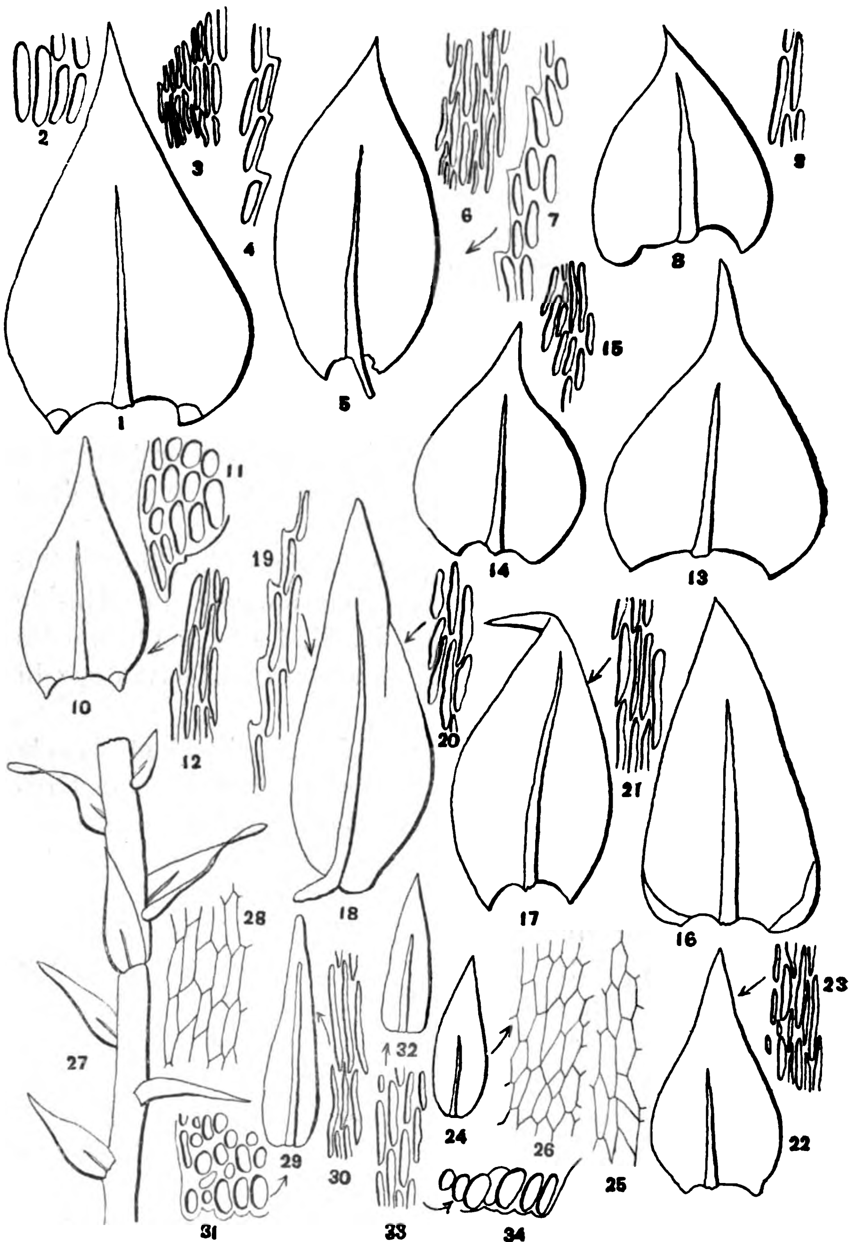


Fig · XIII.

1, Feuille caulinaire d'*Eurhynchium prælongum* Br. eur. type ; 2, cellules de la base de la feuille ; 3, cellules du milieu de la feuille : 4, dents de cette même feuille : 5, feuille raméale de l'*E. prælongum* type ; 6, cellules du milieu de la feuille ; 7, dents de la même feuille ; 8, feuilles caulinaires de la même espèce du gouffre de Padirac ; 9, cellules du limbe de la feuille ; 10, feuille caulinaire d'un échantillon

bords parallèles brusquement rétrécies en leur milieu, à sommet obtus ou presque arrondi, rarement un peu aigu (fig. XIV, 14 et 15) ce qui rapproche cette forme de l'*Anomodon apiculatus* Br. eur. d'Allemagne. Récoltées plus profondément et à l'obscurité presque totale, ces feuilles sont longuement effilées et dépourvues de poils.

Par suite de l'irrégularité dans l'éclairement, un certain nombre d'espèces ont leurs feuilles asymétriques (*Thamnium alopecurum* Br. eur., *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur.), de plus leur limbe est le plus souvent dénué de rides. Ainsi dans les *Neckera*, les feuilles deviennent de plus en plus planes, et même complètement régulières à mesure que l'on pénètre plus profondément. Cependant exceptionnellement certaines formes peuvent devenir plus crépues que dans les échantillons récoltés à la surface. (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 20 à 27), *Barbula tortuosa* W. et M., *B. inclinata* Schw.

Nervure de la feuille. — Les nervures des folioles sont le plus souvent très courtes et généralement très larges; parfois même, dans le plus grand nombre des espèces, elles disparaissent complètement. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'elles subsistent dans toute leur intégrité (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur.).

La nervure peut donc être très réduite (*Eurhynchium prælongum* Br. eur., *Hypnum cupressiforme* L.), ou n'atteindre que la moitié du limbe, et dans ce cas présenter trois ou quatre bifurcations, ou encore s'arrêter aux deux tiers de la feuille (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur.).

Elle peut cesser en dehors de l'acumen (*Mnium*) ou pénétrer dans cette zone comme dans *Rhynchostegium tenellum* Br. eur.,

---

des cavernes se rapprochant du type; 11, cellules de la base de la feuille; 12, cellules du milieu de la feuille; 13, feuilles caulinaires de la var. *atrovireus* Schimp. normale; 14, feuille raméale du même; 15, cellules du limbe d'une feuille raméale; 16, feuille caulinaire de l'*E. prælongum* Br. eur., var. *abreviatum* Br. eur.; 17, feuille caulinaire de l'*E. prælongum*, récolté profondément; 18, feuille raméale du même; 19, dents de la feuille précédente; 20, cellules du limbe de la figure 18; 21, cellules du limbe de la figure 17; 22, feuille caulinaire de l'*E. prælongum* très allongé; 23, cellules du limbe; 24, feuille des rameaux filiformes; 25, dents de la même feuille; 26, cellules du milieu du limbe; 27, portion du rameau filiforme; 28, dents un peu plus accentuées qu'à la figure 25; 29, feuille de l'*Eurhynchium Teesdalei* Sch., passant à l'*E. curvisetum* Schimp.; 30, cellules du limbe; 31, cellules de la base de la feuille; 32, feuille de l'*E. Teesdalei* Sch. type; 33, cellules du limbe; 34, cellules de la base de la feuille.

ce qui établit un rapprochement de cette espèce avec la variété *méridionale* de N. Boulay.

Dans certaines espèces une seule nervure subsiste : sur les deux existant dans le type (*Neckera crispa* Hedw.). Enfin la nervure peut disparaître dans la région sous-apicale, pour ne reprendre que dans l'apicule formé de cellules longues (*Mnium affine* Schw.).

La nervure est le plus souvent transparente et non opaque et les cellules supérieures de la nervure qui, dans le type, ont une tendance à se soulever pour former des dents, n'éprouvent pas ici cette transformation, si bien que la nervure devient lisse (*Hypnum Stokesii* Br. eur., *Thamnium alopecurum* Br. eur.).

Apicule et acumen. — En général l'acumen est brusquement rétréci, mais par contre beaucoup plus allongé (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.). Le mucron peut même être très étiré (*Fissidens bryoides* Hedw.). Dans certaines espèces récoltées le plus souvent à l'obscurité partielle dans des cavités peu humides, l'acumen large et court est souvent peu marqué (*Neckera crispa* Hedw., *N. complanata* Hedw.). Dans certain cas l'apicule ne présente que 3 ou 4 cellules au lieu de 9 à 12 comme dans le type (*Mnium affine* Schw., fig. XIV, 25).

Poils terminaux des feuilles. — Les espèces dont les feuilles sont munies d'un poil terminal montrent en général une grande réduction de cet organe (*Anomodon*, *Grimmia apocarpa* Hedw., *Rhacomitrium heterostichum* Brid). Dans *Bryum pallens* Sw. var. *pseudo-capillare* Gén. Lam. et Mah., le poil est au contraire exagérément développé.

On trouve dans *Hedwigia albicans* Lindb. des types aux feuilles terminées par une portion incolore bien développée et la variété *viridis* de Schimper chez laquelle cette portion décolorée est beaucoup plus réduite et presque absente. Cette dernière variété correspond également à une station ombragée comme le *Rhacomitrium heterostichum* Brid.

Marges foliaires et zones pellucides. — La marge, dans les espèces qui en possèdent à l'état normal, est très réduite (*Barbula muralis* Hedw., B. *ruralis* Hedw., *Fissidens bryoides* Hedw., *Mnium*).

Plus le milieu est humide et plus la disparition des dents et

l'atrophie de la marge sont complètes (*Mnium affine* Schw., marge à trois ou quatre séries de cellules *M. puntactum* L., marge à 3 ou 4 séries de cellules, *M. puntactum* L. var. *elatum* Schimp., 1 à 2 séries seulement.

Le plus souvent la marge devient verte (*Mnium hornum* L., et *affine* Schw.) tandis que parfois elle devient rougeâtre (*Bryum capillare* L., *Mnium affine* Schw.). La bande pellucide de certains *Fissidens* se réduit également. Dans *Fissidens pusillus* Wils. les marges des feuilles étroites finissent assez loin du sommet et se réduisent à une rangée de cellules et plus bas à deux (fig. XV, 17 et 19). Quant à la zone pellucide dans *Fissidens taxifolius* Hedw. déjà moins large dans le type que dans *F. decipiens* de Not., elle disparaît complètement dans les échantillons cavernicoles.

Dents des feuilles. — Dans quelques espèces les dents subsistent et dans les rares cas où l'eau abonde, celles de la portion basilaire peuvent éprouver un développement exagéré (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 29, 23 et 21, *Rhynchostegium tenellum* Br. eur. Fig. XIII, 28-29).

Les dents quoique plus faibles que dans le type sont encore assez nettes sur le contour supérieur et l'extrémité de la nervure qui montre aussi une ou plusieurs cellules dentiformes, caractères fréquents chez un grand nombre d'espèces des cavernes (*Eurhynchium crassinervium* Br. eur.). Les feuilles peuvent être à dents plus faibles et plus espacées (*Mnium undulatum* Neck., *M. hornum* L., *Webera albicans* Sch., *Bryum pallens* Sw.) ou n'en présenter qu'au sommet (*Thamnium alopecurum* Br. eur., *Eurhynchium striatulum* Br. eur.), et les dents devenir irrégulières, ne plus exister que sur un seul côté de la feuille (*Fissidens decipiens* de Not., fig. XV, 15).

Les dents ont une tendance à s'affaiblir et même à disparaître complètement dans les feuilles caulinaires où elles sont en général moins accentuées que dans les feuilles raméales, même à l'état normal (*Eurhynchium prælongum* Br. eur.). Dans les cavernes elles sont surtout oblitérées dans les feuilles raméales (fig. XIII, 19).

Dans *Mnium affine* normal les dents sont composées au maximum par 2 ou 3 cellules superposées (fig. XIV, 21), parfois

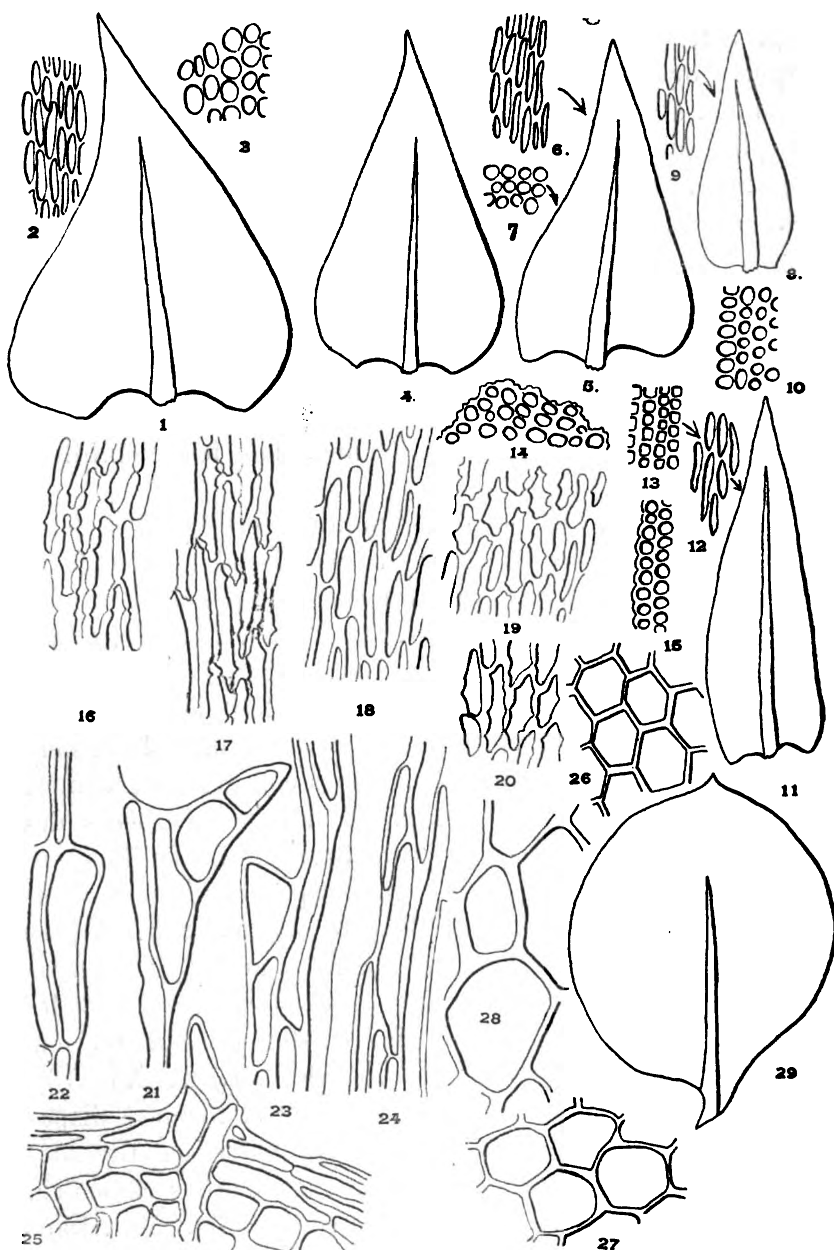


Fig. XIV.

1, Feuille caulinaire de l'*Eurhynchium circinnatum* Br. eur., type; 2, cellules du limbe; 3, cellules de la base de la feuille; 4, feuilles raméales du même; 5, feuille caulinaire d'un type de transition; 6, cellules du limbe; 7, cellules de la base de la feuille; 8, feuille d'un second type intermédiaire plus modifié; 9, cellules du

elles avortent partiellement et ne sont plus représentées que par une cellule faisant saillie par son extrémité (fig. XIV, 22 et 23-24) ou par une simple indication sous forme de cellules alongées aplaties contre les autres cellules de la marge (fig. XIV, 24).

Quelques feuilles ne présentent plus que de légères sinuosités du bord du limbe (*Barbula tortuosa* W. et M., *Fissidens adiantoides* Hedw., *F. bryoides* Hedw., *F. taxifolus* Hedw., *Neckera crispa* Hedw., *Brachytecium rutabulum* Br. eur.). D'autres montrent un limbe tout à fait entier (*Eurhynchium Stokesii* Br. eur., *Neckera crispa* Hedw., *Fissidens taxifolius* Hedw., *Webera albicans* Sch.).

D'une façon générale les dents sont moins accentuées dans les échantillons des cavernes et des gouffres que dans ceux des stations ordinaires.

Constitution anatomique des feuilles. — En général, la constitution anatomique des feuilles est en rapport avec les déformations morphologiques. Par suite de l'humidité, de l'obscurité et du repos de l'air, toutes les cellules ont éprouvé des tendances à l'allongement. De plus, les parois des cellules deviennent toujours beaucoup plus minces.

Dans quelques cas, assez rares d'ailleurs, les cellules restent normales, tandis que l'allure morphologique a varié (*Fissidens pusillus* Wils., *Gymnostomum tenue* Schr.).

Le plus souvent, les cellules des oreillettes, de même que celles de la partie moyenne du limbe, sont plus petites que dans le type. Tandis que les différences ne sont plus aussi sensibles dans le reste du limbe (*Hypnum commutatum* Hedw., fig. XI, comparer 21 et 25).

---

limbe; 10, cellules de la base de la feuille; 11, feuille caulinaire de la forme à feuilles planes; 12, cellules du limbe; 13, cellules de la base; 14, sommet d'une feuille à peu près normale bien papilleuse de l'*Anomodon viticulosus* H. et T.; 15, bord d'une feuille moins papilleuse de la même espèce; 16, cellules du limbe d'une feuille normale de *Neckera crispa* Hedw.; 17, les mêmes, prises dans une feuille crépue d'échantillon des cavernes; 18, les mêmes prises dans une feuille lisse; 19, cellules de la base de la feuille normale; 20, les mêmes dans une feuille lisse des cavernes; 21, dent d'une feuille normale de *Mnium affine*; 22, dent non développée dans une feuille normale; 23, dent d'une feuille de *M. affine* des cavernes; 24, dents oblitérées d'une feuille des cavernes; 25, sommet de la feuille dans le *M. affine* Schw. du gouffre de Padirac; 26, cellules du limbe de cette feuille; 27, les mêmes dans une feuille provenant du gouffre de Réveillon; 28, cellules du limbe du *M. affine* Schw. type; 29, feuille cavernicole de *M. affine*.

Le plus souvent ce sont les cellules de la base qui varient, deviennent plus petites et présentent des parois plus fines. *Eurhynchium circinnatum* Br. eur., fig. XIV, 3, 7, et 9 comparée à 2 et 6. *Hypnum filicinum* L., fig. XI, comparer 2-6 à 3 et 9 à 2. Dans quelques cas les cellules de la base peuvent s'allonger plus que dans le type (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 23 comparée à 8) et celles du sommet devenir plus petites (*Gymnostomum rupestre* Schw., fig. XV, 32 à 33).

Dans quelques cas les cellules carrées et petites de la base de la feuille passent progressivement à des cellules plus longues (*Eurhynchium circinnatum* Br. eur., fig. XIV, 12 et 13) ou bien la transition entre la région basilaire claire et hyaline (*Barbula tortuosa* W. et M. fig. XV, 5 comparée à 6) et la région supérieure opaque et papilleuse qui est brusque dans le type, est mieux ménagée dans les espèces des cavernes parce que les cellules de la base sont moins hyalines, moins transparentes et plus courtes que dans le type (fig. XV, comparer 5 à 6). Puis à cette région en succède une autre assez étendue à cellules courtes, enfin vient la région des cellules rondes et plus petites que dans les feuilles normales. Le *Barbula inclinata* Schw. des cavernes a subi des modifications à peu près parallèles à celles du *Barbula tortuosa* W. et M. dont l'ensemble des figures de la planche XV permet de se rendre compte.

Dans *Eucladium verticillatum* Br. eur. la transition entre la région opaque et hyaline est brusque.

Dans les échantillons des avens profonds, l'extrémité des cellules se relève, formant des papilles saillantes (*Eurhynchium striatulum* Br. eur., *Hylocomium triquetrum* Br. eur., *Hypnum rugosum* Ehr.). Ces papilles peuvent être nombreuses et prononcées (*Anomodon viticulosus* H. et T., fig. XIV, 15) surtout au sommet des feuilles (*Eucladium verticillatum* Br. eur.) tandis que dans les mêmes espèces ces papilles peuvent être plus larges, moins nombreuses et moins saillantes qu'en plein air (*Eucladium verticillatum* Br. eur.). Dans les cavernes et grottes sèches les papilles du sommet sont très réduites (*Eucladium verticillatum* Br. eur., fig. XV, 23).

Le développement maximum des papilles a été observé dans

les cellules basilaires des feuilles de *Gymnostomum rupestre* Schw. (fig. XV, fig. 32 comparée à 33).

La texture des feuilles crépues des cavernes est la même que celle des échantillons normaux (fig. XIV, 16 comparée à 17). Mais dans les feuilles planes (fig. XIV, fig. 18) on ne voit pas trace de ponctuaction sauf dans les cellules de la base (fig. XIV, 20 comparée à 19) où les parois sont un peu sinueuses et offrent des amincissements. Le développement de ces feuilles doit correspondre à une période d'humidité plus grande pendant laquelle la transpiration a été moins forte et par conséquent la circulation moins intense. L'eau dans ce cas n'a pas besoin de traverser les cloisons aussi rapidement.

Rhizoïdes et paraphylles. — Dans les espèces où les tiges sont couvertes de Rhizoïdes et de paraphylles (*Amblystegium leptophyllum* Schimp., fig. XI, 22) ces organes subsistent, mais sont de taille plus réduite et ordinairement ne possèdent qu'une seule rangée de cellules d'une extrémité à l'autre (*Hypnum commutatum* Hedw., fig. XI, 26). Souvent les rhizoïdes ne sont groupés que par places (*Hypnum filicinum* L.). Le *Plagiothecium elegans* Sch. Br. eur. et *P. silvaticum* Br. eur. montrent des rhizoïdes foliaires.

Cellules protonémiques nématogènes. — Dans *Amblystegium leptophyllum* Schimp. de nombreuses feuilles montrent vers leur sommet, sur la face dorsale de la nervure, une à quatre excroissances assez fortes provenant du développement anormal de certaines cellules. Chacune de ces boursouflures est une sorte de papille verte remplie de chlorophylle (fig. XI, 15). Dans plusieurs cas ces papilles sont remplacées par un filament formé d'une file de cellules et analogue à un protonéma. On ne peut méconnaître ici les cellules nématogènes observées par Correns (1) de Forest Heald (2), etc. Dans d'autres feuilles la base de la nervure produit par le même mécanisme un véritable protonéma rameux (fig. XI, 17).

D'autre part, les tiges produisent isolément ou par groupe

(1) Correns, *Ueber die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt und Sprossstecklinge* (Ber. der deutsch bot. Gesellsch., 1898, p. 27-34; 1897, p. 374).

(2) Fr. de Forest Heald, *A study of regeneration as exhibited by Mosses* (The botanical Gazette, 1898, p. 169-210, n° 3).

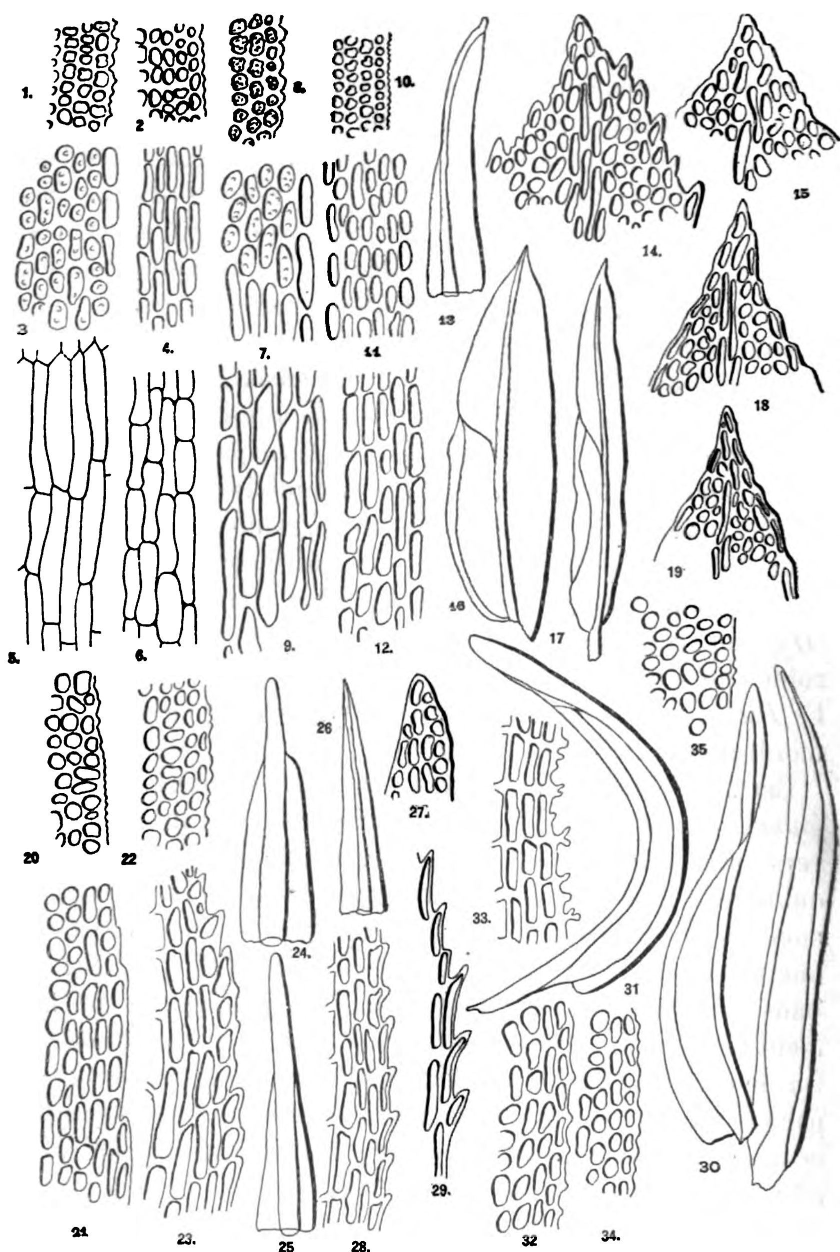


Fig. XV.

1, Cellules du sommet des feuilles du *Barbula tortuosa* W. et M. type ; 2, les mêmes dans un échantillon des cavernes : 3, cellules de la zone de transition chez le type, 4, les mêmes dans un échantillon des cavernes ; 5, cellules de la base des feuilles chez le type ; 6, les mêmes dans un échantillon des cavernes ; 8, cellules du

(fig. XI, 26) des filaments plus volumineux, peu allongés, à cellules courtes, bourrées de chlorophylle et dont les parois rendues rugueuses par une grande quantité de fines papilles sont légèrement teintées de rouge brun. Ces filaments ont beaucoup de ressemblance avec certaines propagules, en particulier avec ceux qui se rencontrent sur les feuilles et les rhizoïdes d'*Encalypta*, d'*Orthotrichum* et de *Zygodon*. Ils sont d'ailleurs assez caducs, et on les trouve rarement en place; ils sont presque toujours détachés et isolés dans les préparations (fig. XI, 16).

Si ces filaments courts ne se détachent pas de la tige qui les porte, et si par cela même ils ne se comportent pas comme propagules, rôle auquel ils paraissent destinés, ils se transforment en rhizoïdes. On trouve en effet sur la tige, de ces organes à parois rouge brun, possédant encore quelques cellules munies de cholorophylle. Les parois sont de plus finement granuleuses comme celles des soi-disant propagules. Enfin, fait remarquable pour des rhizoïdes de Mousses, les cloisons transversales sont perpendiculaires à l'axe et non obliques. D'autres rhizoïdes entremêlés aux précédents ont des parois lisses, ils sont dépourvus de chlorophylle et possèdent des cloisons obliques. Il n'est pas invraisemblable d'admettre que ces organes ayant la nature des propagules se transforment en rhizoïdes : ce ne serait là qu'une modification en sens inverse de

---

sommet de la feuille du *Barbula inclinata* Schw. (type jurassien); 7, cellules de la zone de transition du même; 9, cellules de la base du même ; 10, cellules du sommet de la feuille du *B. inclinata* Schw. des cavernes; 11, cellules de la zone de transition; 12, cellules de la base de la feuille; 13, sommet d'une feuille de *Barbula inclinata* Schw. des cavernes; 14, sommet d'une feuille de *Fissidens decipiens* de Not. type ; 15, sommet d'une feuille de *F. decipiens* de Not. des cavernes ; 16. feuille de *F. pussillus* Wils., var. *tenuifolius* N. Boul. normal; 17, feuille de *Fissidens pussillus* Wils., var *tenuifolius* N. Boul. des cavernes; 18, sommet de la feuille dans les échantillons normaux : 19, sommet de la feuille dans les échantillons des cavernes ; 20, cellules papilleuses d'une feuille normale d'*Eucladium verticillatum* Br. eur. ; 21, cellules de la base d'une feuille ; 22, cellules papilleuses d'un échantillon des cavernes; 23, cellules et dents de la base du même; 24, sommet d'une feuille d'un échantillon des cavernes à nervure excurrente; 25, même caractère plus accentué ; 26, sommet d'une feuille à nervure non excurrente ; 27, la même, plus fortement grossie; 28, cellules de la base d'un échantillon des cavernes; 29, dents exagérées dans une feuille; 30, feuille du *Gymnostomum rupestre* Schw. normal; 31, feuille d'un échantillon des cavernes de Padirac ; 32, cellules de la base d'une feuille normale; 33. cellules de la base dans un échantillon des cavernes; 34, cellules du sommet de la feuille normale; 35, cellules du sommet dans un échantillon des cavernes.

celle observée chez les *Encalypta* et les *Orthotrichum* où des rhizoïdes ordinaires donnent naissance à des propagules véritables, et ainsi serait confirmée de nouveau l'homologie du protonéma et des rhizoïdes de Mousses.

La constatation de la présence de filaments protonémiques a été faite sur des échantillons stériles du genre *Barbula* non déterminés spécifiquement et provenant du fond de l'aven de Corgnes, à 123 mètres de profondeur.

Ces échantillons sont envahis par une masse filamenteuse vert pâle ou blanchâtre, d'aspect protonémique. Ces filaments ayant leur point de départ constant sur quelques cellules étroitement localisées vers la partie supérieure des feuilles, tout à fait contre la nervure, nous pensons qu'il s'agit là de protonémas secondaires, naissant de cellules spéciales ou *nématogènes*, tels que ceux observés par Kützing, Correns et de Forest-Heald (1). Il y a même sur ces filaments protonémiques des cellules renflées, analogues aux propagules observés par M. Gaston Bonnier (2), sur certains protonémas associés à des champignons ou aux propagules des rhizoïdes d'*Orthotrichium Schimperi* O. Hamm., observés par Géneau de Lamarlière (3).

Organes sexués — Sporogones. — En général les Mousses des cavernes sont dépourvues de Périgones et de Périchèzes, et ce n'est qu'exceptionnellement que nous avons trouvé quelques espèces, présentant des fleurs mâles, qui sont alors plus rares, plus espacées et sans différences appréciables (*Rhynchostegium tenellum* Br. eur.).

De ce fait les sporogones sont rares, peu de types sont fertiles (*Hypnum cupressiforme* L., *Eurhynchium Teesdalei* Sch., *Bryum capillare* L., *Orthotrichum affine* Sch., *Barbula inermis* C. Muell., *Ceratodon purpureus* Brid.). Lorsque ce dernier existe il arrive rarement à maturité et ne montre de différence avec le type que dans la couleur des parois et des dents du péristome externe qui sont un peu plus pâles.

(1) Kützing, Correns, de Forest-Heald, *loc. cit.*

(2) G. Bonnier, *Germination des Lichens sur des protonémas de Mousses* (Rev. gén. de Bot., 1889, t. I, p. 165).

(3) Géneau de Lamarlière, *Notes bryologiques sur les environs de Reims* (Bull. de la Soc. d'étude des Sc. nat. de Reims, 1898, t. VII, 8e année, p. 97).

Hépatiques.

Ces plantes présentent de rares représentants des espèces à thalle et à feuilles. Celles à thalle pouvant atteindre des dimensions considérables. Les déformations rencontrées sont parallèles à celles observées chez les Mousses.

Tous les échantillons ont été rencontrés stériles (*Plagiochila interrupta* Dum., *P. asplenoides* Dum., *Aplozia riparia* Dum, *Mesophylla bidentata*, *Marchantia polymorpha* L., *Fegatella conica* Corda, etc.

Quelques types présentaient des corbeilles à propagules, jamais de chapeaux à organes sexués (*Marchantia polymorpha* L.).

§. 3. — Recherches expérimentales.

Nous venons de voir les déformations produites chez les muscinées cavernicoles. Nous avons cherché expérimentalement la part qui revient à chacun des facteurs biologiques : obscurité, température, humidité.

Pour les Hépatiques nous sommes partis des propagules développés dans des pots. Un premier lot est resté dans des conditions normales, ne recevant que la quantité d'eau nécessaire à maintenir l'humidité du sol. Le deuxième a été placé dans un milieu saturé d'humidité par suite d'un dispositif spécial.

La germination des propagules s'est faite plus rapidement sur un sol normal que dans un sol exposé à une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Au bout de trois mois en milieu ordinaire les types développés étaient restés normaux. Dans les milieux saturés d'humidité et à la lumière les échantillons sont essentiellement différents du type. Les plantules en lames transparentes vert clair de 4 centimètres de long sur 1 millimètre présentent une dichotomie terminale peu marquée, elles sont dressées par suite de la turgescence et fixées au sol par les rhizoïdes de la base.

Dans les mêmes conditions d'humidité, mais à l'obscurité presque totale, peu de germes se développent, les propagules

donnent de rares rameaux chlorophylliens. Les échantillons produits sont petits, transparents, en forme de cordons de 1 centimètre à 1 centimètre et demi de long, blancs, dichotomisés sans élargissement spatuliforme de l'extrémité. Les rhizoïdes sont fins, blancs, et présentent des épaississements latéraux internes en mamelon trapus.

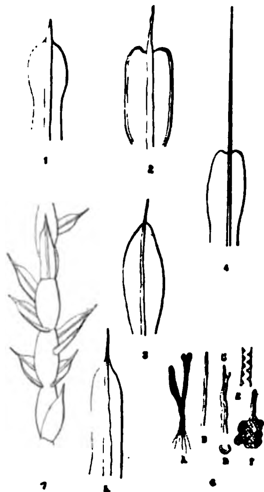


Fig. XVI.
1, *Barbula muralis* Hedw., feuille normale ; 2, feuille submergée, tendant à perdre son poil par étranglement du limbe, à sa base; 3, feuille terminale d'un rameau immergé à sa base et développé en atmosphère humide confinée ; 4, mêmes conditions d'expérience, mais en atmosphère illimitée ; 5, feuille d'un rameau immergé à la base en atmosphère humide limitée et à l'obscurité partielle ; 7, rameau de *Barbula muralis* en atmosphère humide confinée et à l'obscurité partielle ; 6, *Marchantia polymorpha* L., *a*. — B, échantillons obtenus de propagules en milieu confiné, saturé de vapeurs d'eau ; C, mêmes conditions expérimentales, mais à l'obscurité partielle ; F, Thalle développé en milieu normal et ne donnant à l'obscurité et à l'humidité que des rameaux fins en cordons ou à section en croissant, fig. D ; E, rhizoïdes nombreux de C.

Si l'on restreint la quantité d'eau de l'atmosphère localisée, l'allongement des rameaux diminue et si, exagérant encore, on arrive à la sécheresse complète, les propagules cessent de se développer. Les thalles adultes placés dans ces conditions meurent au bout de quelques jours.

Pour les Mousses, des coussinets de *Barbula muralis* Hedw. ont été à demi immergés dans l'eau. Dès le douzième jour de culture, les feuilles submergées sont allongées, tandis que le poil se réduit. Par contre, les feuilles de la partie supérieure du coussinet développées hors de l'eau présentent un allongement du poil qui est alors triple de sa longueur normale.

En atmosphère confinée saturée d'humidité, les pousses élevées à la lumière sont, après 7 mois, grêles, à feuilles petites, à poil à peine développé, la saturation agit donc comme un véritable milieu aquatique. Le phototropisme est bien marqué.

A l'obscurité partielle les tigelles possèdent encore un peu

de chlorophylle. Dans les parties qui en sont dépourvues existe un pigment rougeâtre. (Soumises à la lumière ces parties redeviennent vertes.) Les feuilles sont alors allongées, élargies, appliquées contre la tige dont les entre-nœuds se gonflent et donnent à cette dernière l'aspect d'une corde à nœuds.

Dans ces conditions les aliments calciques semblent augmenter la résistance des Mousses à l'obscurité. Les sels de calcium notamment s'absorbent de telle façon qu'ils perlent à la partie terminale de la feuille. C'est sans doute à cette absorption facile que les Muscinées cavernicoles doivent leur résistances aux influences extérieures.

Quant au calcium qui semble rendre les Mousses plus résistantes aux conditions ambiantes, il est abondant dans les Mousses cavernicoles, car elles le reçoivent tout dissous à la faveur des eaux chargées d'acide carbonique.

En résumé, il semble que les influences des deux facteurs obscurité et humidite soient intimement liées dans les cavernes.

La lumière diminuant, la chlorophylle ne se forme que difficilement, bien qu'elle puisse se développer à l'obscurité totale, comme nous l'avons observé chez les Hépatiques.

Quant à la diminution de la longueur des poils de certaines espèces, elle est moins due à l'influence de l'obscurité qu'à la saturation par l'eau. On doit donc considérer les plantes des cavernes comme des espèces adaptées à une vie pseudo-aquatique. Ces plantules absorbant l'eau de toutes parts grandissent à la fois dans toutes les directions.

Nous avons vu que la chaux contribuait à donner aux végétaux cellulaires un squelette destiné à combattre la trop grande mollesse de ces échantillons étiolés.

Enfin comme dans toutes les autres espèces de végétaux, la tendance à la bifurcation semble due à la grande humidité atmosphérique, provoquant un allongement rapide des cellules, exagérant les bifurcations naturelles et en provoquant de nouvelles.

§ 4. — Résultats généraux de l'étude des Muscinées des cavernes.

L'étude des Muscinées cavernicoles nous a permis de signaler quelques faits intéressants surtout au point de vue des modifications morphologiques externes et internes que présentent ces végétaux lorsqu'ils se trouvent placés dans des conditions particulières de lumière, de température, d'humidité, etc. que leur présente une station aussi spéciale que celle des cavernes.

De ces recherches sur les *Muscinées* des cavernes, il ressort un certain nombre de faits intéressants, qui paraissent avoir une généralité suffisante pour en déduire certaines lois de variations dues au milieu cavernicole.

En général, les échantillons des cavernes sont plus maigres et ont des tiges plus allongées, plus grêles, moins ramifiées et des rameaux plus écartés les uns des autres que les espèces normales. L'allongement des tiges et des rameaux filiformes dans les parties terminales à foliaison réduite et maigre, est fréquente (*Thamnium alopecurum* Br. eur., différentes formes, *Rhynchostegium tenellum* Br. eur., *Eurhynchium Stokesii*, *E. crassinervium* Br. eur., *Gymnostomum rupestre* Schw.). Ces tiges allongées prennent, comme nous l'avons vu précédemment, l'aspect des échantillons que l'on obtient dans les cultures faites sous cloche dans une atmosphère humide, saturée d'humidité.

Quant aux déformations et aux modifications anatomiques présentées par les Mousses vivant ainsi en milieu souterrain et à une lumière faible, elles sont généralement les mêmes pour toutes les cavités considérées. On y trouve ces formes maigres à tiges étirées, à feuilles plus petites, mais en même temps plus longues proportionnellement à leur largeur que dans les échantillons normaux. L'élongation due à la faible quantité de lumière incidente que reçoivent ces Mousses, jointe à l'état hygrométrique de l'air, a pour conséquence l'écartement plus grand des feuilles. Ceci peut jusqu'à un certain point favoriser l'assimilation chlorophyllienne. En effet, les feuilles ainsi

écartées ne se recouvrent pas les unes les autres et présentent leur surface totale à la lumière incidente devenue souvent si faible qu'il est de tout intérêt pour la plante de n'en perdre que le moins possible.

La couleur généralement vert tendre des feuilles montre aussi que ces échantillons doivent contenir relativement plus de chlorophylle que leurs congénères développés au soleil. Et s'il y a des teintes jaunes ou brunâtres, elles sont dues seulement à la mortification de certaines parties et non à l'exposition à une lumière trop abondante.

Les feuilles sont généralement moins serrées, quelquefois très écartées, et ont une tendance à prendre la forme aplanie distique propre à certains genres (*Thamnium alopecurum* Br. eur., f. *complanata*, *var. gracile*, *Rhynchostegium rusciforme* Br. eur., *Rhynchostegium depressum* Br. eur., *Eurynchium prælongum* Br. eur., *Eurynchium circinnatum* Br. eur., etc.). Cette disposition se répercute dans les rameaux de plusieurs espèces.

Les cellules restent aussi grandes que dans le type; mais si on compare leur longueur à leur largeur, la première devient proportionnellement plus longue (*Thamnium alopecurum* Br. eur., etc.). Les paraphylles sont en voie de régression (*Hypnum commutatum* Hedw.). Les plissements longitudinaux de la feuille ont une tendance à s'atténuer (*Hypnum commutatum* Hedw.), il en est de même des ondulations transversales (*Neckera crispa* Hedw., *Barbula tortuosa* W. et M., etc.).

Les dents du bord des feuilles ont presque toujours une forte tendance à s'atténuer (*Mnium undulatum* Neck.). Ou bien elles s'oblitèrent et ne sont plus représentées que par de légères sinuolations formées par la saillie des cellules de contour (*Thamnium*). Enfin elles peuvent même disparaître complètement (*Mnium affine* Schw., etc.). Il en est de même des dents qui marquent l'extrémité de la nervure chez certaines espèces.

Les types dont les feuilles sont munies d'un long poil terminal incolore (*Rhacomitrium*, *Grimmia*, *Hedwigia*), montrent une grande réduction de cet organe.

Les papilles qui ornent les parois cellulaires ont également une tendance à disparaître (*Anomodon viticulosus* H. et T.,

Barbula tortuosa W. et M., *B. inclinata* Schw., *Mesophylla stillicidiorum* N. Boul., etc.).

Les parois cellulaires ont également une tendance à diminuer d'épaisseur, ce qui donne à la plante une texture plus molle, quelquefois très particulière (*Lophocolea bidentata* Nees., *Mnium affine* Schw.). En même temps les parois cellulaires tendent à se décolorer plus ou moins et à devenir hyalines : le fait est très sensible surtout quand à l'état normal les parois sont jaunes ou brunes.

Les Muscinées des cavernes sont toujours dépourvues de sporogone, ou lorsque ce dernier paraît, il n'arrive pas à produire de spores.

Ces diverses dispositions, qui pourraient être nuisibles dans une atmosphère sèche et éclairée, n'ont pas ici d'inconvénient et il n'y a pas à craindre un excès de chlorovaporisation. Cependant, comme nous l'avons fait remarquer, les espèces xérophiles ne perdent pas tout à fait leurs caractères d'adaptation ancienne, parce que l'humidité atmosphérique se maintient ici dans une certaine moyenne, qui ne nécessite pas de la part de ces espèces une adaptation absolue et immédiate dans un sens contraire. C'est la raison pour laquelle on ne constate pas la disparition complète des papilles foliaires, des poils, de la disposition en coussinets denses, etc., mais seulement leur diminution.

Enfin, comme les champignons des cavernes, les Mousses peuvent devenir phosphorescentes. *Schistostega osmundacea* W. et M., par exemple, a un prothalle persistant, composé de grains verts de chlorophylle ; ces vésicules décomposent la lumière affaiblie qui leur arrive, et illuminent, de magnifiques reflets d'un vert émeraude, les cavités obscures au fond desquelles cette espèce s'installe de préférence (grottes des environs de Clermont, des Colli Berici (Italie), de Saint-Mamet, près Luchon (Goulard), etc.).

Tels sont les résultats confirmés par l'examen de quantité de matériaux provenant d'un très grand nombre de cavités.

CHAPITRE III

Algues.

La station des gouffres ne semble pas convenir au développement des Algues ; jamais en effet nous ne rencontrons les espèces si communes (*Characées*, *Nitella*, *Confervacées*) des eaux stagnantes superficielles. Les flaques d'eau de quelques cavités verticales ne renferment que quelques espèces très réduites d'*Oscillariées* et de *Nostoccacées*.

Oscillaria limosa Ag.
— *formosa* Bory.
Nostoc commune Vauch.
— *lichenoides* Vauch.

Mais, le plus souvent la végétation algologique est réduite aux espèces microscopiques : *Hæmatococcus*, *Protococcus*, *Palmellacées* et *Diatomées*, cette dernière famille étant représentée par un certain nombre de genres, toujours les mêmes, quelle que soit la cavite considérée. Les espèces de ces genres qui semblent mieux résister que leurs congénères aux conditions particulières du milieu, sont pauvres en chlorophylle. Elles sont plus réduites de taille que les espèces superficielles et sont parfois tellement polymorphes qu'elles pourraient constituer de nouvelles formes.

La richesse de ces eaux en Diatomées est en rapport avec la largeur des avens. A Padirac, où l'ouverture mesure un diamètre de 35 mètres, la flore est une des plus riches que nous ayons rencontrées, tant en espèces qu'en individus (8 à 10 individus par goutte d'eau examinée). Nous les indiquons ci-dessous :

Cocconeis Placentula Ehr.
— sp !
Rhoicosphenia (*Gomphonema*) *curvata* Kutz.
Cymbella Ehrenbergii Kutz.
Pinnularia acrosphæria Breb.
Stauroneis acuta W. Sm.
— — var. *sp. nov.!*
Pleurosigma attenuatum Kutz.
Cymatopleura ovalis Ehr.
— *solea* W. Sm.
Surrirella sp !
Himantidium pectinale Kutz.
Meridon circulare Ag.
Melosira (*Gaillonella*) sp. ! Ag.
Sphenella angustata Ag.

A l'aven de Corgnes (Lozère), où l'ouverture n'a que

10 mètres de diamètre, nous ne rencontrons que quelques espèces seulement :

Gomphonema capitatum Ehr.
Cymbella cuspidata Kurtz.
Pinnularia borealis Ehr.
Stauroneis sp !
Surrirella ovalis Brebi.

Les eaux des rivières souterraines sont toujours dépourvues de Diatomées vivantes [rivières souterraines de Padirac (Lot), du Calel (Tarn), de la grotte des Planches (Jura)].

M. Rataboul de Moissac (1) n'a d'ailleurs rencontré aucune diatomée dans les eaux de la rivière souterraine de Padirac et nos recherches répétées sur le même sujet n'ont pas été plus heureuses.

Les frustules de *Diatomées* sont souvent abondantes et proviennent, soit des espèces extérieures ne pouvant résister à l'obscurité totale, soit des dépôts géologiques parfois très éloignés à travers lesquels s'est creusé le lit souterrain de la rivière [Padirac, grand lac (Lot), grande grotte d'Arcy, eaux du Lac (Yonne), rivière de Baume-les-Messieurs (Jura)].

Tandis que quelques genres d'Algues disparaissent dès que diminuent les rayons lumineux, il en existe qui pénètrent dans l'intérieur des galeries où ils peuvent se développer à l'obscurité totale. Quelques espèces conservent la faculté d'exécuter dans ces conditions anormales la synthèse de leur chlorophylle : c'est le cas des *Nostocs* rencontrés verts dans un grand nombre de cavités (Padirac (Lot), Grâce-de-Dieu (Jura), la Balme (Ain), Cogolo delle Tette, Cogolo delle Guerra Vicentin, etc.). Dans d'autres cas la chlorophylle semble pour ainsi dire faire défaut. Au Cogolo delle Tette, Vicentin, nous avons récolté un *Scytonema* dont les ramuscules pennés étaient reliés par une membrane presque incolore.

Nous rencontrons également dans les galeries *H. matococcus lacustris* Rostaf. et le *Protococcus viridis* Ag. dont la couleur varie du vert au rouge à mesure que l'on pénètre plus profondément.

Ce sont les Algues qui de toutes les plantes chlorophylliennes, s'accoutument le mieux à l'obscurité, elles pénètrent parfois

(1) Martel, *Le gouffre et la rivière souterraine de Padirac (Lot)*, 1900, p. 172.

profondément, et en s'étalant sur le calcaire y forment de grandes plaques vertes ou grises parfois rougeâtres constituées par des espèces du groupe des *Palmellacées*, du *Protococcus viridis* Ag. et des *Hæmatococcus* [Grottes de la Roche percée, de Nermont (Yonne), de la Balme (Ain), du Bout du Monde (Jura), des Échelles (Savoie), de la Croara, Bolonais (Italie), de la Madeleine (Hérault), etc.].

En terminant ce paragraphe, nous nous arrêterons quelque temps sur le groupe des Bactériacées, cette étude ayant d'étroits rapports avec le grand problème de l'hygiène publique.

Depuis plusieurs années on s'était demandé si les rivières souterraines qui disparaissent dans les terrains calcaires ne sont pas sujettes à des causes de contaminations dans la partie supérieure de leur cours et si leurs résurgences après leur voyage souterrain ne sont pas moins pures que l'on ne le croyait.

En effet, beaucoup de ces eaux sont contaminées, soit parce que les eaux superficielles s'écoulent directement dans les cavernes, sans être filtrées par une couche suffisante de terre ou de calcaire. Fournier et Mangin (1), dans la grotte de Saint-Léonard (Doubs) près Besançon, ont vu tomber des produits de fosses à travers les fissures. La deuxième raison vient de ce que les habitants de certains pays jettent dans les avens des débris d'animaux, de fumier, etc. Or ces cavités sont souvent les regards d'une rivière souterraine qui se charge ainsi de microbes pathogènes. Cette eau débouchant ensuite à flancs de coteau à des endroits très éloignés, peut, lorsqu'elle est employée pour l'alimentation, déterminer des épidémies importantes (2).

M. le Dr Raymond (3) a constaté pour la première fois à Midroi (Ardèche) que dans les eaux souterraines les microbes même nocifs peuvent se développer.

Nous avons depuis repris cette étude, la question offrant un puissant intérêt au point de vue de l'hygiène.

Comme pour les plantes supérieures, les espèces micro-

(1) Fournier et Mangin, *Recherches spéléologiques dans la chaine du Jura* (Mémoire de la Soc. de Spél., n° 22, 1899).

(2) Martel, *Les Abîmes*, 1893, p. 477-553.

(3) Raymond, *Les rivières souterraines de la Dragonnière et du Midroi* (Mém. de la Soc. de Spél., n° 10, 1897).

biennes semblent se localiser, et telle flore observée dans les régions de Nîmes, sera différente de celle des cavités du Tarn, de l'Hérault et du Lot.

Les microbes rencontrés sont tantôt facilement déterminables, tantôt au contraire ne correspondent pas aux diagnoses et ne peuvent être identifiés spécifiquement.

Dans un bon nombre de cas nous avons pu rencontrer des espèces pathogènes ou douteuses : A la source de Montclus (Gard), fut trouvé le *Bacillus coli communis*; or cette eau, fréquemment cause d'épidémie chołériforme, est en communication avec l'aven de Travers servant de dépotoir aux habitants du pays. Au gouffre de Polyphème (Tarn) fut rencontré : *Bacillus pyogenes aureus* ainsi que *Bacillus septicus* etc.

Lorsque l'eau est courante, la flore est sensiblement uniforme, tant que demeurent fixes les conditions extérieures. Parfois, bien que l'eau corresponde au type considéré comme pur par Miquel, elle peut s'accumuler dans les bas-fonds des grottes et devenir en partie stagnante, d'où variation dans les espèces observées, certaines ne pouvant vivre parmi les races saprophytes. A la rivière du Calel (Tarn) par exemple, les espèces rencontrées du côté de la source et celles du Siphon, où l'eau est légèrement stagnante, sont tout à fait différentes.

La plupart des germes rencontrés dans nos analyses sont chromogènes et représentés par les espèces suivantes :

Bacillus aurantiacus Franck.
— *luteus* Fluegg.
— *fluorescens aureus* Trev.
— — *liquefaciens* Trev.
— *roseus* Trev.
— *violaceus* Schrœt.
— *luteus* Flugge.
Bacillus ochraceus Zimm.
Micrococcus chloreus Cohn.
— *prodigiosus* Cohn.
Diplococcus luteus Adametz.
(Type voisin de cette espèce, mais immobile.)
Streptococcus pyogenes aureus Ogst.

La multiplicité de ces espèces à pigments montre l'inutilité des radiations solaires, pour la conservation de la faculté chromogène. On sait d'ailleurs que les espèces microbiennes chromogènes se développent mieux à l'ombre qu'à la lumière. De plus, Roux a démontré que la trop grande lumière diminuait la virulence des cultures pathogènes ; peut-être existe-t-il quelque chose de semblable pour les pigments.

L'oxygène paraît nécessaire à la production des pigments,

ainsi à la Feindelle (Tarn), où l'air se renouvelle difficilement, les espèces chromogènes produisent un pigment de tonalité un peu moindre que celui des espèces provenant de cavités bien aérées.

La température des eaux influe également sur la conservation du pouvoir chromogène, et sur le développement de ces espèces. Ainsi le *Bacillus violaceus*, commun dans toutes les eaux souterraines du Canion de la Cèze (1) (Gard), ne se trouvait pas dans les eaux de la Bastide d'Orniols (Gard) qui ont une température de 20°. Or on sait que cette espèce ne se cultive qu'à la température ordinaire et ne donne son pigment qu'à une température un peu basse.

Dans les régions de nos causses calcaires, il existe souvent sur le parcours des eaux souterraines des amas de sables, d'argiles, ou de grès jouant le rôle de filtres naturels.

Ainsi, sur le parcours de la rivière souterraine du Calel (Tarn), près Sorrèze, il existe trois solutions de continuité inaccessibles à l'homme : 1° entre l'entrée du gouffre de Polyphème et la grotte du Calel; 2° entre le Calel et la cavité de la Fendeille ; 3° entre cette dernière et la petite grotte de la carrière.

Or à la même époque il existait par centimètre cube d'eau le nombre de germes suivants :

Gouffre Polyphème.................	4 000	germes.
Grotte du Calel et de la Fendeille....	1 100	—
— de la Carrière...............	225	—

Il semble donc exister entre la Fendeille et la Carrière de grands amas de sables, grès, argiles, ou calcaires perméables retenant un certain nombre de germes à leur passage.

Les analyses des eaux de la Cèze (Gard) avant et après la perte souterraine durant 2 kilomètres confirment encore l'action de ces filtres naturels. Il est néanmoins intéressant de constater que ces derniers ne retiennent pas de préférence les espèces les plus volumineuses, il existe là une action cellulaire attractive, comme cela se passe pour les bougies Chamberland.

(1) J. Maheu, *Contribution à l'étude des eaux souterraines du Gard* (Bull. de la Soc. des Sc. nat. de Nîmes, 1903).

Il est important de se mettre en garde contre des sources ainsi purifiées naturellement, la solution de continuité des couches pouvant amener une variation dans la flore et une contamination de la nappe souterraine.

Dans les terrains gypseux au contraire (environs de Bologne Haute-Italie, Sicile, etc.), la circulation des eaux souterraines se fait toujours par des fissures fort appréciables, sinon toujours pénétrables à l'homme. Le sulfate de chaux se creusant très facilement, aucun bouchon filtrant ne peut s'établir à demeure et résister à l'action de l'eau. De sorte que non seulement nous voyons se produire ici des contaminations microbiennes, mais les germes animaux eux-mêmes peuvent circuler sans arrêt; et, dans certaines régions, nous avons constaté de véritables épidémies d'Ankylostomiase (ruisseau souterrain de Gaïbola, qui présente sur son parcours des avens, servant fréquemment de dépotoirs et dont l'eau formant la source de Zena est employée à l'alimentation).

Des recherches précédentes il ressort que les sources étant fréquemment le trop-plein de rivières souterraines éloignées, il est nécessaire de connaître la topographie souterraine de ces dernières afin de surveiller le bassin d'alimentation, même s'il est très éloigné (réservoirs des eaux de surface; pertes de ruisseaux, avens, etc.), la contamination des nappes d'eau pouvant avoir de cette façon une origine très lointaine.

CHAPITRE IV

Lichens.

Les Lichens pénètrent peu profondément dans les cavernes, où ils n'éprouvent de ce fait que de très légères variations morphologiques.

Les grottes calcaires à flanc de coteau sont les plus riches en Cryptogames de cette famille. Nous les rencontrons à l'entrée où ils sont représentés par les espèces crustacées suivantes :

Cladonia pyxidata Ach., var. *Lophyrox*.
Grotte de l'Ours (Yonne).
Cladonia pyxidata Ach., var. *Botyrosa* Del.
Grotte de la Roche-Percée (Yonne).
Cladonia fimbriata Ach., var. *radiata* Ach.
Grotte delle Tette, Vicentin.
Cladonia pyxidata Ach., var. *pocillum* Ach.
Grotte des Nomades (Yonne).
Cladonia pyxidata Ach., var. *costata* Flk.
Grotte du Couloir (Yonne).
Anaptychia leucomela Ach.
Grotte de Caucalière (Tarn).
Physcia cæsia Ach.
Cogolo della Mura Vicentin.
Sarcogyne pruinosa Sm.
Cogolo delle Trene, Vicentin.
Xanthoria parietina Ach.
Grotte des Hommes (Yonne).
Pannaria nigra Nyl.
Cogolo delle Tette, Vicentin; grotte de Beurre (Jura).
Placodium subcircinatum Nyl.
Grottes du Trilobite, des Vipères (Yonne); Cogolo del Castagnero, Vicentin.
Lepraria chlorina. Ach
Grottes : de l'Ours, de Nermont, des Vipères, des Nomades (Yonne).
Lecanora parella Nyl.
Cogolo delle Tette, Vicentin.
Thallœdema vesiculare Ach.
Cogolo delle Tette, Vicentin.
Biatora rupestris D. C.
Grottes : de l'Ours, des Nomades, de Nermont (Yonne).
Lecidea calcivora Ehrh.
Cogolo della Guerra, Vicentin.
Bilimbia pictonica Nyl.
Cogoli della Mura et de Castagnero, Vicentin.
Endocarpon hepaticum Ach.
Grotte des Vipères (Yonne); grotte de la Balme (Ain).
Verrucaria muralis Ach., sans spores.
Cogolo della Mura et delle Trene, Vicentin.
Verrucaria Dufouri D. C.
Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria nigrescens Ach.
Grotte de Nermont (Yonne).
Leptogium lacerum E. Gr.
Grottes : de l'Égouttoir (Yonne); la Balme (Ain); la Madeleine (Hérault).
Leptogium pulvinatum Ach.
Grottes : de l'Égouttoir (Yonne), de la Balme (Ain), des Échelles (Savoie).
Collema plicatile Ach.
Grotte de la Balme (Ain), Cogoli delle Tresoro, Vicentin.
Collema pulposum Ach.
Grotte de la Balme (Ain), grotte d'Ivraye (Doubs).

Les Lichens dominent surtout à l'ouverture des avens, où nous rencontrons presque toujours les mêmes espèces. Nous donnons comme exemple celles récoltées dans les avens des causses Méjean et de Sauveterre (Lozère).

Cladonia pyxidata Ach.
Usnea barbata L.
— — var. *florida* L.
Cetraria aculeata Schreb.
Umbilicaria pustulata Hoffm.
Xanthoria parietina Ach.
Pannaria nigra Nyl.
Lecidea albo-atra Schær.
Bæomyces icmadophilus Ach.
Endocarpon miniatum Ach.

Quelques espèces seulement, rares en individus, pénètrent dans les gouffres, où ils restent sensiblement normaux, n'éprouvant simplement qu'une réduction du thalle. A Padirac, nous ne rencontrons que les deux espèces suivantes qui gagnent le fond du gouffre : *Opegraphia hapalea* Ach. et *Verrucaria muralis*

Ach. Dans les gouffres des Gypses du Bolonais (Cogolo dei Buoi, avens de Gaïbola, de Croara, etc.) nous trouvons :

Evernia prunastri Ach., var. *sorredifera* Ach.
Physcia aipolia Ach., avec *spermogonies*.

Les Lichens pénètrent peu dansles gouffres, moins peut-être par suite du manque de lumière, qu'en raison de la grande humidité, ces espèces semblant facilement résister à une lumière très réduite.

Parmi les espèces récoltées il en est qui cessent de se développer dès que disparaissent les rayons solaires (grottes de Caucalière, perte du Thoré, Tarn).

Cladonia cervicornis Ach.
Placodium murorum D. C.
Xanthoria parietina Ach.

Quelques espèces vivent dans le fond des fissures étroites à une demi-obscurité, mais les individus récoltés sont déjà très déformés. (Anfractuosités verticales, des gypses de Bologne.)

Ramalina. Thalles avortés.
Ramalina fastigiata Pers., var. *odontata* Hue.
Placodium murorum D. C., var. *tegulare* Ehrh.
Nombreux thalles avortés indéterminables.

Enfin lorsque les cavernes sont sèches, nous avons vu les Lichens pénétrer plus profondément, parfois même se développer à l'obscurité totale. Ce fait, à première vue, n'a rien de bien surprenant puisque nous avons vu précédemment que les Algues microscopiques entrant le plus souvent dans la constitution des Lichens peuvent se développer dans ces conditions. Nous donnons ci-après la liste des échantillons récoltés profondément :

Physcia obscura Schaer.
Obscurité presque totale.
La Guerra Vicentin.

Placodium murorum D. C.
Grotte de Plaisirfontaine, Jura.
Échantillons à peine colorés.

Arthopyrenia chlorotica Schaer.
Var. *Olivacea*. Borr, Stérile.
Rencontré à l'obscurité totale au Cogolo della Mura Vicentin, et très profondément au Cogolo della Guerra Vicentin (sp. incolore à 7 cloisons $23 \times 35 \times 3 \times 2$).

Lecanora variabilis Ach.
Thalle rabougri, vermiculé, peu apparent, développé à l'obscurité presque totale.

Bilimbia pictonica Nyl., var. *Stenhammari* Fr.
Thalle stérile, développé très profondément. Cogolo delle Mura. Cogoli delle Castagnero, Vicentin.

Opegraphia endoleuca Nyl.
Obscurité partielle. Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria rupestris D. C.
Forme *amylacea* Huepp.
Thalles, stériles, réduits, souvent avortés ; trouvés à l'obscurité totale. Cogolo della Mura, Vicentin.
Verrucaria rupestris D. C.
Espèce récoltée à l'obscurité partielle et présentant des thèques vides. Cogolo delle Trene et de Castagnero, Vicentin.
Homodium granuliforme Harm. Fond.
Stérile. Hyphes plus spongieuses que dans le type. Grottes de Castagnero, Vicentin.

Le substratum semble jouer un grand rôle dans le développement de ces espèces. Les Lichens, déjà peu abondants dans les grottes des régions calcaires diminuent encore dans celles des terrains gypseux. Leur thalle est dans ces dernières stations moins développé, contourné, sinueux, afin de suivre et de s'attacher au substratum qui semble toujours vouloir lui échapper par suite de sa grande solubilité.

Ce fait, qui s'observe pour toute la région superficielle, est exagéré ici par suite de l'état hygrométrique de l'air, ce qui, joint à la diminution de l'action solaire, a pour conséquence la très grande réduction des espèces observées.

Quant à la silice, elle semble mal leur convenir, et, dans ce cas moins encore que précédemment, la nutrition ne protège ces végétaux contre le manque de lumière. Sur ce dernier substratum, lès espèces sont rares ainsi que les individus. Nous donnons, à titre d'exemple, les noms de ceux récoltés sur grès aux environs de Brives, parfois même en exemplaire unique :

Cladonia squamosa Del.
Grottes des Anglais et de Lamouroux.
Parmelia perlata Ach., var. *ciliata*. C.
Grottes des Anglais.
Urceolaria scruposa Ach.
Grottes de Siaurat, Brives.
Se rencontre aussi sur le calcaire aux grottes de Bouzolles, près Souillac (Lot).
Lecidea grisella Flk.
Grottes de Siaurat.
Collema nigrescens Ach.
Grottes de Siaurat.
Leptogium lacerum E. Fr.
Grottes de Lamouroux et de Siaurat.

CHAPITRE V

Champignons.

§ I. — Données générales, affinités et répartition géographique sur les Champignons souterrains.

A l'époque de nos herborisations, les deux premières zones des gouffres étaient totalement dépourvues de Champignons. Au contraire, la troisième zone (celle de d'obscurité totale) nous a fourni un grand nombre d'espèces représentées par des échantillons uniques. Cependant le *Mycena vulgaris* de Fries, qui forme le fonds de la flore mycologique, a été rencontré dans toutes les cavités.

C'est dans les galeries les plus humides, où les bois d'étayage s'altèrent rapidement, que ces Cryptogames sont le plus nombreux, tandis qu'ils sont fort rares dans les cavités naturelles, grottes ou avens.

L'abondance et les formes de certaines espèces varient suivant l'époque des observations, malgré la constance apparente des conditions de milieu. Cette flore semble subir l'influence des saisons, surtout lorsque ces cavités servent à une exploitation quelconque, comme les galeries des thermes de Bagnères-de-Luchon qui, de Novembre à Mai, restent ouvertes à cause des travaux de nettoyage. Il en résulte que les conditions du milieu végétatif sont modifiées: la température et les vapeurs diminuent, l'aération augmente et même une certaine proportion de lumière y pénètre.

La température des cavités est basse (11 à 12°) et par conséquent peu propice au développement des Champignons ; du reste, dans la plupart des cas les espèces qui dominent sont celles qui résistent le plus au froid: *Agaricus campestris*, *Schizophyllum commune* Fr., *Polyporus*, *Peziza scutellata* L., quelques-unes même peuvent geler et continuer à croître quand revient la belle saison.

C'est surtout pendant l'été que la flore cavernicole est la plus abondante et la plus variée, car la température extérieure étant plus élevée que celle des cavernes, de forts cou-

rants d'air s'y engouffrent en entraînant les spores qui flottent dans l'atmosphère.

On peut diviser en trois classes les Champignons des cavernes : 1° ceux qui ont été amenés accidentellement du dehors avec des détritus ou des fragments de bois, sur lesquels ils continuent à croître ; 2° ceux qui proviennent de spores développées sur place et présentent alors des caractères particuliers bien différents du type ; 3° enfin, ceux qui, complètement acclimatés, ont des formes adaptées au milieu et sont doués de caractères acquis qu'ils transmettent à leur descendance.

La présence du substratum et surtout sa nature ne doit pas être sans influence sur le développement de ces végétaux. Dans un grand nombre de grottes (Moulineaux (Yonne), à l'Aven Armand (Lozère, etc.), les concrétions calcaires qui recouvrent entièrement le sol s'opposent aux efforts des mycéliums pour trouver leur nourriture. En effet, ce n'est qu'exceptionnellement que des formes naines croissent sur des stalactites qui semblent ne présenter aucune particule alimentaire ; mais dès qu'apparaissent les matières organiques: boues liquides, humus, détritus de feuilles, les champignons plus ou moins bien développés se multiplient rapidement.

Les grottes siliceuses semblent moins favorables au développement des *Champignons* que les cavités calcaires et dans celles-ci le calcium est plus facilement assimilable sous forme de carbonate qu'à l'état de sulfate ; aussi les cavités des environs de Bologne ouvertes dans le gypse se sont-elles montrées très pauvres en Cryptogames de cette classe.

Lorsque le sol est argileux, les espèces sont encore plus rares et, d'une façon générale, il semble que l'argile surtout ocreuse soit un substratum peu favorable, certaines grottes argileuses sont parfois complètement stériles [Grottes de la vallée de la Cure, grottes de la Rochefoucault (Charente)].

Généralement les mycéliums de ces Champignons, placés dans un milieu où ils ne trouvent plus réunies les conditions d'air, de chaleur, de lumière et d'humidité nécessaires à leur développement normal, s'étiolent et se dessèchent sans avoir produit de spores; quelquefois aussi, ils s'allongent comme s'ils

cherchaient l'air et la lumière qui leur manquent, se ramifient et produisent des êtres imparfaits : les tissus se ramollissent et s'étiolent, le chapeau avorte, le pédoncule s'allonge beaucoup et n'offre plus à sa partie supérieure qu'un renflement, ou bien encore se ramifie sous forme de *clavaire*.

Voici comment Fries (1) explique l'influence que la privation de lumière exerce au point de vue de la végétation sur les Champignons : « Ce qui montre jusqu'à quel point, dit-il, le développement des Hyménomycètes réclame l'action de la lumière, c'est que ceux, par exemple, qui ont vécu dans les galeries de mines, dans les caves ou les arbres creux, prennent des formes anormales des plus curieuses ; leurs métamorphoses demeurent incomplètes ou, autrement dit, tout le champignon conserve sa nature de mycélium, son accroissement contrarié s'étant borné à une modification monstrueuse du mycélium. »

Mais il est possible aussi que, chez certaines espèces, le mycélium soit abondamment développé et que cependant le chapeau ne fructifie pas dans l'obscurité. Il n'y a sans doute là qu'un simple phénomène de nutrition : certains composés (phosphates) ne pouvant être formés et assimilés que dans des conditions déterminées de lumière, de température, etc. Nous savons, en effet, par exemple, que certaines substances hydrocarbonées (sucres, glycérine) ne peuvent être absorbées que dans des limites déterminées de lumière et de température, et que sous la seule influence de la lumière, l'acide oxalique se révèle et disparaît des solutions qui en contiennent.

Dans ces conditions, on rencontre fréquemment des Champignons qui présentent des déformations monstrueuses très éloignées des formes observées à la surface du sol.

Ces productions affectent la forme de longues perruques blanches, grises ou noires, ou bien encore celle de choux-fleurs. D'autres sont étirées en longs cordons de couleur fauve, brunâtre, sulfurine ou noire.

Plusieurs de ces productions sont phosphorescentes comme

(1) E. Fries, *La distribution géographique des Champignons* (Ann. des Sc. nat. Bot., 1861, p. 25).

celles des mines de houille de Dresde (1). Nous avons observé, avec le D[r] X. Gillot, le même phénomène sur des échantillons trouvés dans les mines de schistes d'Autun ; dans ce cas, les types phosphorescents étaient en voie d'accroissement et de ce fait en état de grande activité cellulaire.

Ces plaques byssoïdes ou mycéliennes aux couleurs variées se présentent sous des formes extrêmement diverses qui ont été décrites par les anciens auteurs : De Candolle (2), Persoon (3), Chevallier (4), pour lesquels elles constituaient les genres *Ozonium*, *Byssus*, *Rhizomorpha*, *Hypha*, *Dematium* et *Hemantia*.

Quelques auteurs, comme Bommer et Rousseau (5), considèrent ces sclérotes ou *Rhizomorpha* comme pouvant donner à l'état parfait des Champignons hyménomycètes, probablement des *Polyporus*, et pour eux le *Pachyma* ne serait qu'une forme sclérotique d'une espèce de ce genre.

Fischer (6) a vu, dit-il, des sclérotes se transformer en *Hymenomycetes* et *Tuber regium* produire ainsi que *Pachyma wœrmanni* des *Lentinus*. Le D[r] X. Gillot (7) considère que la forme mycélienne condensée de *Lentinus* serait *Rhizomorpha fragilis* variété *subterranea* Pers.

Quant à Tulasne (8), il considère le *Xylaria hypoxylon* comme dérivant de *Rhizomorpha subterreana* Pers.

Ces formes mycéliennes condensées constituent des byssus de *Rhizomorpha*, qui ne sont que de simples myceliums, n'ayant aucun caractère de fixité, d'espèces normales ; mais il est très difficile de saisir les relations avec les Champignons supérieurs comme *Telephora*, *Polyporus* ou *Stereum*, dont ils pourraient n'être qu'une forme stérile ou dégénérée.

(1) Tulasne, *Phosphorescence du Rhizomorpha subterranea* (Ann. Sc. nat., 3[e] série, t. IX, p. 335).
(2) De Candolle, *Flore de France*, p. 11-68.
(3) Persoon, *Mycol. europ.*, vol. I.
(4) F. Chevallier, *Flore des environs de Paris*, t. I, 1826-1827, p. 80.
(5) Bommer et Rousseau, *Contribution à la Flore mycologique de Belgique* (Bull. de la Soc. roy. de Bot. de Belgique, 1891 p. 205-302).
(6) Fischer, *Notice sur le genre Pachyma* (Rev. mycol., 1891, p. 157).
(7) D[r] X. Gillot, *Le Rhizomorpha subterranea Pers et ses formes* (Rev. mycol., 1879, p. 146).
(8) René Ferry, *Recherches sur les matières sucrées contenues dans les Champignons* (Rev. mycol., 1893, p. 62).

On comprend du reste que les formes stériles byssoïdes ou sclérotiformes des espèces voisines de Champignons venus dans l'obscurité, formes qui ne sont que des amas de feutrage de mycélium plus ou moins condensé, révèlent une apparence identique. Leur détermination ne devient possible que par la découverte dans leur voisinage des espèces normales auxquelles on peut les rattacher.

De tous ces genres mycéliens, deux sont importants : les *Ozonium* et les *Rhizomorpha*. 1° Les *Ozonium*, coussinets formés de filaments fins, variant du rouge au brun noir, correspondent comme formes végétatives à certains *Coprins* (1). Pour notre part nous avons constaté que la plupart des Coprins souterrains avaient leur forme *Ozonium* correspondante (*Coprinus micaceus* Fr., *C. digitalis* Batsch., *C. atramentarius* Bull.).

Parfois, ces formes se condensent davantage, d'où production de véritables sclérotes donnant naissance aux mêmes espèces, fait observé par Ellis (2) pour *Coprinus sclerotigerus* et par nous-même pour *Coprinus atramentarius* Bull.

2° Lorsque les filaments sont plus gros, cortiqués, ils constituent les *Rhizomorpha*. Ces derniers se développent librement et pendent sous forme de longs cordons anastomosés entre eux. Ou bien ils sont appliqués sur une surface horizontale et s'étalent en membranes flabelliformes. Ces espèces mycéliennes présentent deux types généraux : 1° touffes épaisses à rameaux fasciculés parallèles, légèrement blancs et élargis au sommet, bruns à la base ; 2° rameaux blancs sales écartés, dichotomes, aigus au sommet.

D'ailleurs, les formes variées de ces types condensés peuvent produire les mêmes espèces. Ces variations rappellent celles d'un grand nombre de spécimens des genres *Polyporus*, *Telephora*, *Stereum* qui se présentent sous l'aspect d'expansions tantôt étalées, tantôt résupinées, étroitement appliquées sur le support. Certains de ces *Rhizomorpha* se rapprochent de

(1) Steph. Schulzer de Muggenburg, *Addenda ad enumerationem fungorum ex. Ozonio-ortorum* (Auctore Roumeguère, Rev. mycol., 1883, n° 19, p. 89 et 243).

(2) Ellis (B.), Benjamin Everhart, *Note sur un Coprin sclérotoïde observé à Montana* (Rev. mycol., 1891, p. 18).

quelques formes aberrantes de *Thelephora*, *Polyporus* ou *Stereum*, qui croissent dans leur voisinage, ce qui confirme l'idée de les considérer comme des manifestations byssoïdes de ces genres.

C'est ainsi que nous avons constaté l'abondance de *Byssus argenteus* Duby, au voisinage de *Polyporus velutinus* Fr. dont il pourrait n'être qu'une forme mycélienne.

Mais il paraît bien difficile de rapporter toutes ces productions aux formes supérieures, quand on n'a pas suivi toute la filiation, comme nous avons pu le faire pour de rares espèces.

Nous avons observé la transformation de *Rhizomorpha* en *Polyporus versicolor* L. petits et déformés. Puis tous les passages successifs depuis le type *Byssus* : *Byssus argenteus* Br., *B. elongatus* Pers. Jusqu'au *Rhizomorpha* dont les filaments s'épanouissent en tubes qui produisent des échantillons bien développés quoique peu épais de *Polyporus sulfureus* Bull.

Lorsque l'un des mycéliums précédemment décrits donne naissance à un appareil différencié en hyménophore fertile ou non, ce dernier subit sous l'influence du milieu un grand nombre de variations dont nous allons maintenant nous occuper.

La Monographie des espèces récoltées dans les diverses cavités et l'exposé de quelques-unes de leurs déformations donnera idée de la physionomie particulière de ces champignons souterrains.

Dans l'exposé qui va suivre, nous avons suivi l'ordre général adopté par Saccardo (1) dans son *Sylloge fungorum* et, pour les espèces supérieures à basides, la classification établie par Patouillard dans son *Essai taxinomique des Hyménomycètes* (2).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES CHAMPIGNONS DES CAVERNES

La flore mycologique cavernicole est toujours en rapport

(1) Saccardo, *Sylloge Fungorum omnium hucusque Cognitorum* (Douin, Paris, 1901).

(2) N. Patouillard, *Essai taxinomique sur la famille et les genres des Hyménomycètes*, 1900.

avec les représentants de la surface du sol; mais, parmi les espèces de provenance le plus souvent proxime, nous retrouvons le plus fréquemment les représentants des mêmes genres. Quelques types seulement peuvent s'acclimater aux conditions nouvelles du milieu.

Nous donnons ci-après la liste des espèces déterminées, rencontrées dans les diverses grottes ou carrières souterraines, ces listes offrant un intérêt au point de vue de la répartition géographique. Nous donnons ensuite la monographie de ces espèces et leurs déformations.

Somme.

Refuges souterrains de Nahours.

Coriolus versicolor L.
Hypholoma fasciculare Huds.
Hypholoma appendiculatum Bull.
Crepidotus mollis Schæff.

Jura.

Grotte de Baume-les-Messieurs.

Bulgaria sarcoides Pers.
Stereum hirsutum Willd.
Hypholoma fasciculare Huds.
Coprinus micaceus Fr.

Environs de Paris.

Catacombes de Paris.

Isaria sp. nov.
Peziza venosa Pers.
Bulgaria sarcoides Pers.
Hymenochæte terrestris Pers.
Coriolus versicolor L.
Coriolus velutinus Fr.
Merulius tremellosus Schrad.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus micaceus Fr.

Carrières de Romainville.

Peziza venosa Pers.
Hymenochæte ferrugineum Bull.
Schizophyllum commune Fr.
Psalliota campestris L.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus comatus Fl. Dan.
Coprinus micaceus Fr.

Carrière Leclerc a Montreuil.

Bulgaria sarcoides Pers.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
Hymenochæte terrestris Ehrh.
Psalliota campestris L.
Coprinus digitalis Batsch.
Coprinus radians Desm.

Carrière des Beaumonts, a Montreuil.

Peziza varia Bull.
Coriolus velutinus Fr.
Ceriomyces terrestris Schultz.
Hymenochæte ferrugineum Bull.
Hymenochæte terrestris Ehrh.
Coprinus digitalis Batsch.
— *micaceus* Fr.
— *deliquescens* Bull. var. sp.!

CARRIÈRES DES SAVARTS, A CHATILLON.

Nombreux myceliums indéterminables.
Peziza vulgaris Fr.
Stereum sp. !
Helotium Pers.

NOGENT-SUR-MARNE.

Pholiota Ægerita Fr.

CARRIERES ABANDONNÉES DE CHAMPIGNY.

Coriolus déformés.
Coprinus micaceus Fr.

Yonne.

GROTTES DE LA VALLÉE DE LA CURE.

Peziza cupularis L.
Tuber brumale Witt.
Stereum hirsutum Willd.
Mycena vulgaris Pers.

Saône-et-Loire.

MINES DE SCHISTES DE COMAILLE, PRÈS AUTUN (profond. 50 m.)

Stereum hirsutum Fr.
— forme { *Cyathiformis*. *Ramosa*. *Foliacea* }
Leucoporus brumalis Pers.
Lenzites betulina Fr.
— — var. *resupinata* Roum.
Physisporus medulla panis Fr.
Irpex paleaceus Fr.
Coriolus velutinus Fr.. var. *Lutescens* Pers.
Coriolus versicolor L. — Grand nombre de formes.
Dædalea quercina Pers., var. *resupinata*.
Hymenochæte ferruginea Bull.
— *palmata* Fr.
Lentinus tigrinus Bull., var. *Pileata* Gill.
— — *tubæformis* Gillot.
— — *clavariæformis* Gillot.
— — *cryptarum* Roum.
Inocybe relicinus Fr.

MINES DE SCHISTES DES THÉLOTS, PRÈS AUTUN.

Leptoporus molluscus Fr.
— *destructor* Schrad.
Physisporus medulla panis Fr.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
— *velutinus* Fr.
Trametes Gibbosa Pers.
Ungulina Gillotii Roum.
Ungulina annosa Fr.
Schizophyllum commune Fr.
Collybia platyphylla Pers.
Pleurotus ostreatus Fr.
Crepidotus mollis Schaeff.
Hypholoma fasciculare Huds.
Nombreux myceliums.

MINES DE SCHISTES DE RAVELON, PRÈS AUTUN (profond. 150 m.).

Bulgaria sarcoides Pers.
Stereum hirsutum Willd.
Polyporus sulfureus Bull.
Leptoporus molluscus Fr.
— *destructor* Fr.
Trametes gibbosa Bull.
Coriolus versicolor L.
— *hirsutus* Fr.
— *velutinus* Fr.
— *lutescens* Pers.
Irpex paleaceus Fr.
Xanthochrous rheades Pers.
Ungulina Gilloti Roum.
— *annosa* Fr.
Merulius tremellosus Fr.
Collybia platyphylla Fr.
Pleurotus ostreatus Fr.
Hypholoma fasciculare Huds.
Crepidotus mollis Schaeff.
Coprinus atramentarius Bull.
— *deliquescens* Bull.
Rhizomorpha, *Byssus*, etc.

Lozère.

Grottes et avens des causses Méjean et de Sauveterre.

Mucor mucedo Barny et Wor.
Peziza scutellata L.
Aven de 60 mètres.
Ascobolus vinosus Berk.
Aven de la Barelle.
Mitrula paludosa Fr.
Aven des Trois-Femmes-Mortes.
Corticium lacteum Fr.
Aven de 30 m. de profondeur.
Gymnosporangium clavariæformis Jacq.
Hymenochæte ferruginea Fries.
Marasmius fœtidus Sow.
Grotte d'Inos, av. du Pont-Sublime.
Marasmius rotula D. C.
Nombreux avens 60 m., 30 m.
Collybia cirrhata Schum.
Aven de la Barelle, 35 m. profond.
Mycena vulgaris Fr.
Mycena hiemalis Ketz.
Rencontré à 30-50-60 m. de profond.
Mycena filopes Bull.
40 m. profondeur.
Schizophyllum commune Fr.
Armillaria mellea Fr.
30 m. profondeur.
Hypholoma fasciculare Hudson.

Tarn.

Grotte de Polyphème.

Xylaria hypoxylon.
— *arbuscula* Succard.
Xylaria polymorpha.
Geoglossum sp. !

Grotte du Calel.

Peziza sp. !
Clavaria muscoides L.

Grotte de Cambounes.

Peziza fructigena Bull.
Xylaria polymorpha.
Agaricus sessilis Bull.
Clavaria muscoides L.

Lot.

Gouffre de Padirac.

Licea vernicosa.
Peziza elatum.
Helvella lacunosa Afr.
Xylaria hypoxylon.
Corticium serrulatum L.
Stereum hirsutum Willd, var. *luteum.*
Coriolus versicolor L.
— *zonatus* Fr.
Mycena acicula Schæff.
Crepidotus mollis Schæff.
Hypholoma fasciculare Huds.
Coprinus micaceus Fr.

Gard.

Mines de la Molière-sur-Cerze.

Trichoderma viride.
Hypocrea sp. !
Stereum hirsutum Willd.
Polyporus sulfureus Bull.
Coriolus versicolor L.
Trametes medulla panis Fr.
Merulius tremellosus Schrad.
— *molluscus* Fr.
Crepidotus mollis Schæff.
Coprinus atramentarius Bull.

Hérault.

Grotte de la Madeleine.

Il semble que la présence presque constante de l'acide carbonique soit un obstacle au développement des Champignons. Nous n'avons rencontré que : *Peziza fructigena* Bull.

Haute-Garonne.

GALERIES SOUTERRAINES DES THERMES DE BAGNÈRES-DE-LUCHON.

Athelia argentea Pers.
Hypha flabellata Pers.
Stemonitis Fourcadi Raing.
Lenzites betulina L., forme *resupinata* Roum.
Phylacteria palmata Fr., var. *cryptarum* Roum.
Phylacteria anthocephala Fr.
— *pannosa* Fr.
Phylacteria laciniata Pers.
— *pannosa*, forme *anomala*.
— *thermalis* Roum.
Merulius melanocerus Mont.
Schizophyllum commune Fr., var. *gigantea* Roum.
Phellinus crypturum Bull.
Coprinus ephemerus Bull.
— *Filholii* Roum.

Charente.

GROTTE DE LAROCHEFOUCAULT.

Melanopus squamosus Fr.
Coprinus !

Italie.

GROTTES DES ENVIRONS DE BOLOGNE.

Geoglossum sp. !
Grotte de l'Acqua-Fredda.
Xylaria hypoxylon.
Grotte de la Croara.
Pleurotus ostreatus Fr.
Grotte de la Croara.
Coprinus deliquescens Bull.
Grotte de la Croara.

COLLI BERICI, VICENTIN.

Merulius tremellosus Schrad.
Cogolo delle Pietre del Cavalo.
Mycena vulgaris Pers.
Grotte della Mura.
Mycena acicula Schæff.
Grotte de la Guerra.
Omphalia pseudoandrosarum Bull.
Grotte della Mura.
Coprinus radians Desm.
Grottes de Costozza.
Coprinus digitalis Batsch.
Gogolo delle Tette et de la Guerra.

Autriche.

GROTTE DE KIELESSIUSKA JAMA, PRÈS D'ADELSBERG (Aven de 50 m. de profond.).

Polyporus résupinés.
Hypholoma fasciculare Huds.
Hypholoma appendiculatum Bull.

GROTTE DE SAINT-CANZIAN.

Leptoporus adustus Willd.
Phylacteria caryophyllea Pers.

GROTTE D'OTTOH.

Lenzites abietina Bull.
Lentinus tigrinus Bull.
Crepidotus mollis Schæff.
Mycena vulgaris Pers.
Mycena acicula Schæff.
— *galericulata* Scop.
Coprinus sp. !

GROTTES DE LUEGGER ET D'ADELSBERG.

Rhizomorpha subterranea Pers.
Fibrillaria subterranea Pers.
Hypha argentea Pers.
Hypoxylon vulgare Pers.
Perichæna incarnata Pers.
Diderma nigripes Fr.
Stemonitis fusca Pers.
Coriolus velutinus Fr.
— *Vallantii* Fr.
Lenzites abietina Bull.

Lenzites sepiaria Fries.
Typhula erythropus Fr.
Hymenochæte rubiginosa Schrad.
— *sanguinolenta* Hf. et Schw.
Crepidotus mollis Schæff.
Mycena myurus Hoff.
Hypholoma appendiculatum Bull.
Coprinus petasiformis Corda.
— déformés en massues.
— *digitalis* Batch.
Ozonium stuposum. Pers.

Amérique.

GROTTES DE LA MAMMOUTH-CAVE ET DE LURAY-CAVERNE.
(Espèces identifiées par Howey et le professeur Farlow.)

Mucor mucedo Barny et Wor.
Zasmidium cellare Fr.
Gymnoascus setosus Eidam Washington, Hall.
Sporotrichum densum Link., sur Crikets.
— *flavissimum* Link.
Laboulbenia subterranea, sur *Anophtalmus.*
Cœmansia sp. ! Wash. Hall.
Papulspora.
Bouderia sp. !
Pezize stérile décolorée.
Stemonitis ferruginea.
Ozonium auricommum Link.
Rhizomorpha molinaris, phosphorescent.
Agaricus, stérile.

§ II. — Étude systématique des espèces souterraines déformées.

1° ASCOMYCÈTES.

Les Champignons Ascomycètes sont représentés par des espèces peu variées, et en général peu déformées ; nous ne citerons ici que celles présentant un intérêt véritable.

Isaria.

Une espèce de ce genre a été trouvée vivante en parasite sur un *Quedius mesomelinus* récolté à l'obscurité totale dans les catacombes de Paris. sous la rue de la Tombe-Issoire.

Le corps du Coléoptère était hérissé d'une quinzaine de filaments à stipes légèrement recourbés d'un jaune verdâtre, très peu prononcé. Ceux du dos étaient attachés au niveau de l'articulation du thorax avec l'abdomen, vers le milieu de la ligne médiane et sur les parties latérales. Ceux de la face inférieure beaucoup plus grêles, mais plus allongés, étaient répandus un peu partout ; la tête et les pattes en étaient dépourvues.

N'ayant découvert ce Champignon qu'après la mort de l'hôte, nous n'avons pu en suivre le développement. Ces productions, dont la longueur totale est de 45 millimètres, ont une largeur d'un

demi-millimètre à la base, qui est renflée et pénètre dans le

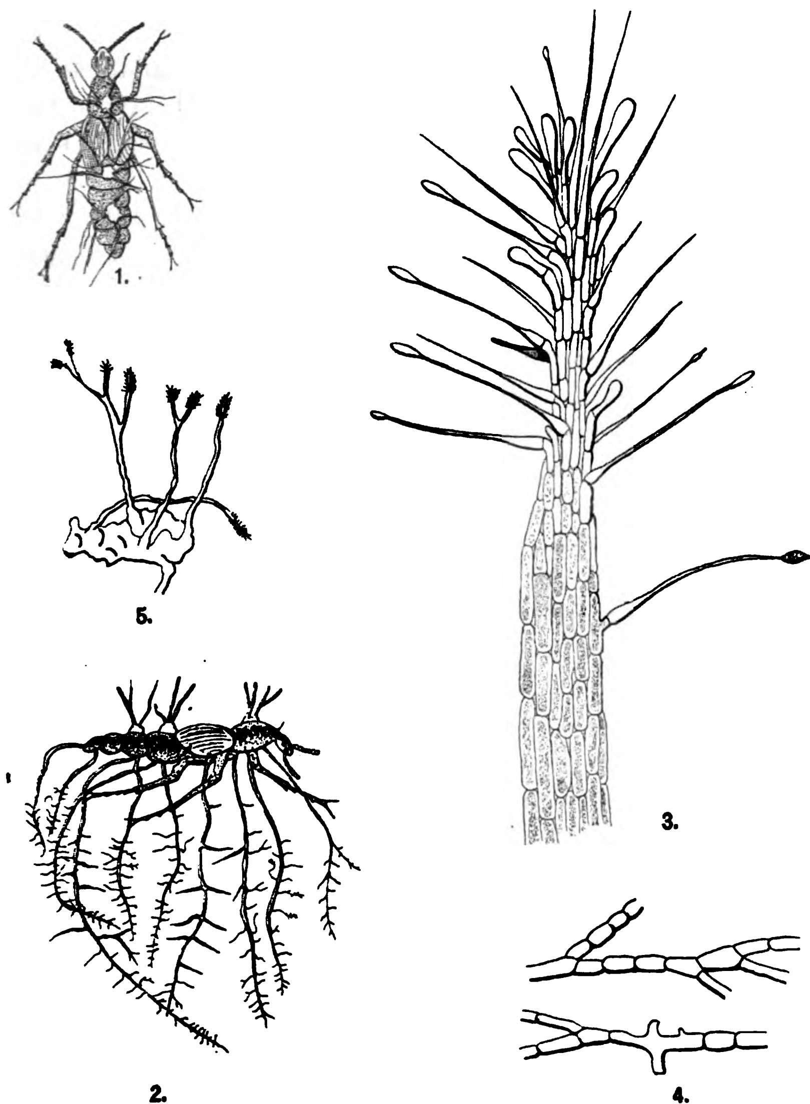


Fig. XVII.
Isaria Guignardi sur *Quedius mesomelinus;* 1, touffes mycéliennes sur la partie dorsale de l'animal; 2, localisation des filaments fertiles et mycéliens; 3, éléments coremiés portant les conidiophores. Gr. 800 diam.; 4, constitution des hyphes aux points d'insertion sur la cuticule du Coléoptère. Gr. 800 diam.; 5, une des touffes supérieures. Gr. 20 diam.

corps de l'animal en traversant les téguments. Des parties

terminales et perpendiculairement aux stipes, qui, à cet endroit, mesurent 40 μ, partent des rameaux secondaires fins et courts.

Le conidiophore est constitué par des cellules aplaties très serrées, brunâtres, peu granuleuses, ayant de 12 à 16 μ de longueur sur 3 à 4 de largeur ; elles sont associées en longs filaments parallèles.

Les rameaux secondaires prennent naissance par bifurcation directe : deux rameaux sont souvent opposés ; ils sont constitués par 2 à 4 rangées de cellules à parois plus minces que celles du stipe ; les plus grandes ont un diamètre de 2 μ, 8, les plus petites atteignent 2 μ, 3.

La partie terminale de ces rameaux est effilée et les cellules de bordure replient leur extrémité supérieure vers l'extérieur en se coudant presqu'à angle droit, et c'est sur ce réceptacle que naît le poil porteur de conidies.

Quelques-unes des cellules des rameaux ne s'allongent pas ; elles restent stériles et prennent alors une forme en massue, ce qui donne à la partie terminale des filaments l'aspect d'un bouquet en éventail où se trouvent des stérigmates effilés stériles.

Les filaments conidiens naissent autour du stipe en formant des verticilles, ils sont allongés (55 μ) et ont à la base un diamètre de 6 à 8 μ ; ils paraissent hyalins et leurs parois portent de très fins tubercules.

Peu nombreuses et isolées, les conidies sont de forme elliptique ; elles ont 7 μ de longueur sur 2 μ de largeur ; ni granuleuses, ni huileuses, elles sont totalement dépourvues de matière mucilagineuses, incolores et transparentes.

Robin (1), dans son ouvrage sur les végétaux parasites, a donné le dessin d'une chenille portant des stipes ressemblant à notre espèce et qu'il a désignés sous le nom de *Stilbum Buquetti* Mont et Ch. R.

Nous avons ici affaire à un *Isaria* , c'est-à-dire à une forme agrégée d'une *Mucédinée*.

L'allure générale de notre espèce la rapprocherait du

(1) Ch. Robin, *Végétaux parasites*. Paris, 1853, Atlas, pl. VIII et IX.

genre *Acrostalagmus* dont on a trouvé des formes corémiées (1).

Nous classerons cet échantillon, non dans le genre *Verticillium*, aux formes parfois corémiées, quoiqu'il s'en rapproche par ses filaments fertiles, droits, non colorés en noir et terminés par des conidies solitaires non mucilagineuses (2), car ce genre s'applique de préférence aux parasites végétaux, mais plutôt dans le genre *Isaria* qui renferme plus spécialement les parasites animaux (3).

Nous avons donc affaire à une forme nouvelle d'*Isaria* répondant à la diagnose suivante et que nous appellerons *Isaria Guignardi* (fig. XVII).

Diagnose.

Mycélium blanc verdâtre, peu rameux, cloisonné, formé de cellules de 14 μ de large. Filaments corémiés conidiophores, dressés, à rameaux verticillés aigus au sommet, terminés par des cellules stériles en massues. Conidies solitaires et hyalines de 7 μ de long sur 2 μ de large, portées par un pédicelle de 55 μ. Espèce parasite du *Quedius mesomelinus*.

Localité : Catacombes de Paris.

Nous trouvons dans cet ordre des Ascomycètes, un certain nombre de formes restées normales (*Mitrula paludosa* Fries., *Gymnosporangium clavariæforme* Jacq., *Helvella lacunosa* Afz. *Peziza vulgaris* Fr., *Peziza fructigena* Bull., *P. elatina* A. et G., *P. cerina* Pers., *Ascobolus vinosus* Berck.). Certaines présentent un allongement énorme de leur appareil végétatif. (Nombreuses formes de *Xylaria*.) Enfin il en existe quelques-unes présentant de nombreuses déformations. Ainsi *Peziza varia*, toujours stérile, montre tous les termes de passage entre la variété d'Hedwig et celle de Brésadola. Quelques types n'éprouvent qu'une atténuation de couleur (*Peziza scutellata* L.). Enfin les

(1) Eidam, *Ueber Beobacht. an Schimmelpilzen.* 58 Jahresb. der. Schlesisch. Gesellsch. f. Vaterländische Cultur, 1880, p. 137.

(2) Gasparini, *Polymorphisme des Hyphomycètes* (Atti della Soc. Toscane di Sc. nat., VI, 87, 1889, p. 20-26).

(3) Costantin, *Les Mucédinées simples.* Paris, 1888, p. 114.

genres suivants nous ont montré des types assez intéressants pour être décrits ici.

Hypocrea.

On sait que le genre *Hypocrea* présente un dimorphisme bien établi (1). Nous rencontrons le plus souvent dans les cavités la forme conidienne *Trichoderma*, parasite de différentes *Polyporées*.

Nous avons observé sur *Stereum hirsutum* Willd., un *Hypocrea* formé par un disque plan de un demi-millimètre, sessile (fig. XVIII, 1) dépourvu de poils et couvert d'ostioles espacées, visibles seulement à la loupe (fig. XVIII, 1).

Cette forme toute noire ne semble se rapprocher, abstraction faite de sa couleur, que de *Hypocrea rufa* Sacc., dont nous retrouvons la forme conidienne dans la plupart des mines ou cavernes (*Trichoderma viride*).

Par suite sans doute de l'influence du milieu, les échantillons ont bien donné un stroma pourvu de périthèces, mais ces derniers sont dépourvus de leurs asques. Une coupe longitudinale (fig. XVIII, 2) montre un nombre restreint de périthèces tapissés de filaments conidiens à conidies terminales petites et rondes (fig. XVIII, 3).

Nous donnons ci-après la diagnose de la forme cavernicole de cet *Hypocrea* :

Stroma charnu, arrondi, dépourvu de stipe, en disque circulaire de un demi-millimètre de diamètre, couleur noire, périthèces espacés, remplis de conidies isolées, terminales, rondes de 5 μ de diamètre.

En groupe sur la face supérieure de *Stereum hirsutum* Willd.

Localités : Mines de Molière (Loire), mines de schistes d'Autun (Saône-et-Loire).

Laboulbéniacées.

En 1898, Istvanffi (2) a signalé pour la première fois une

(1) G. Atkinston, *On the structure and dimorphism of Hypocrea tubæformis* (The botanical Gazette, 1891, p. 282). — N. Patouillard, *Étude des Hypocréacées* (Bull. Soc. mycol. de France, 1890, p. 107.

(2) Gy de Istvanffi, *Eine auf höhlenbewohnenden Käfern vorkommende neue Laboulbeniaceæ* (Ann. d. Mus. nat. de Buda-Pest, 1896).

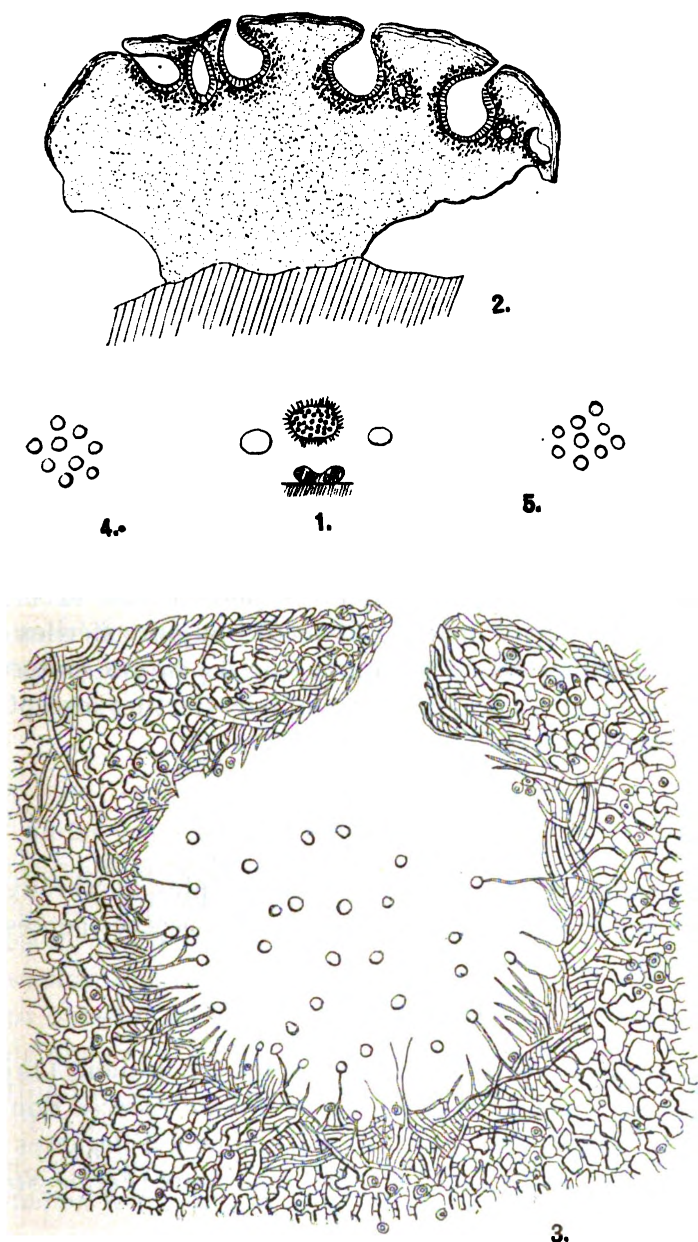


Fig. XVIII.

Hypocrea conidifère des milieux souterrains, Mines de Firminy (Loire) ; 1, échantillon grandeur naturelle (coupe longit. et surface montrant les ostioles) ; 2, coupe longit. schématique montrant la disposition des périthèces. Gr. 180 diam. ; 3. coupe d'un périthèce montrant les hyphes qui le bordent donnant naissance à des conidies terminales. Gr. 450 diam. ; 4, conidies de la forme Trichoderma viride, état conidien d'un Hypocrea, commun dans les cavernes et mines souterraines. G. 450 diam. ; 5, conidies des perithèces figurés en 3. Gr. 450 diam.

Laboulbéniacée cavernicole, parasite du thorax et des élytres du *Pristomychi cavicolæ*, in antro-Raduæ, des cavernes de Hongrie. Elle se distingue de ses congénères par sa taille atteignant sur des sujets adultes, 1 μ, 200 et se présente alors sous la forme de poils jaunes.

Cette espèce, dont l'auteur a donné la diagnose sous le nom de *Laboulbenia gigantea*, ne serait pour Thaxter (1) qu'une modification de *Laboulbenia elongata*.

Peut-être doit-on rattacher à la même famille les productions observées sur le corps des criquets des cavernes (*Hadenœcus subterraneus*) décrites par Hubbards (2). Les *Anophtalmus* de la Mammouth cave ont également montré à Hovey et Carter les *Laboulbenia subterranea* et *L. tellkamfii* (3). Pour notre part nous avons à plusieurs reprises observé des espèces de filaments pluricellulaires, jaunâtres sur le corps de différents *Niphargus*, mais ces filaments toujours stériles n'ont pu être identifiés. Sur des centaines de *Niphargus* souterrains observés, aucun n'a présenté d'exemplaires fertiles susceptibles d'être rapportés sans hésitation à ce groupe.

2° Basidiomycètes.

Les Champignons Basidiomycètes sont plus nombreux que les Ascomycètes et parmi eux ce sont les espèces porées qui dominent.

Sterum hirsutum Willd.

Cette espèce est représentée par des échantillons toujours stériles, réduits, étirés et résupinés (*Forma foliacea* Roumg.) et dont l'hyménium présente fréquemment d'élégantes laciniures, grêles et divisées en lobes nombreux (*Forma Striato-foliacea* Roumg., fig. XVIII *bis*, 2).

Il en est enfin qui ont une apparence pezizoïde, pédonculés

(1) R. Thaxter, *Contribution Towards a monograph of the Laboulbeniaceæ* (Mem. of the Boston Ac. of Sc., 1895, p. 312). — *Preliminary diagnoses of new species Laboulbeniaceæ* (Proc. of the Amer. acts of Arts and Sc., 1899-1900).

(2) Hubbards, *American Entomologie*, III, 1856.

(3) Hovey (H. et C.) et Ellsworth Call, *The Mammouth cave of Kentucky* (Guide de la Grotte. Fauna et Flora, 1897).

à chapeau entier ou lacéré et présentant un hyménium arrondi creusé en entonnoir (*Forma cyathiformis* de Gillet (1), fig. XVIII, *bis*, 1).

Tous ces échantillons régulièrement striés sur les bords sont d'un jaune orange vif, à marge blanchissante.

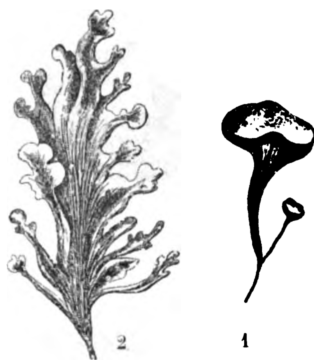


Fig. XVIII *bis*.
1. *Stereum hirsutum* Willd. forma *cyathiforme*, mines de Firminy (Loire) : 2, *Stereum hirsutum* Willd. forma *striato-foliaceum*, dessiné au quart.

C'est le groupe des Porées qui fournit les plus nombreux individus : leurs déformations parallèles pour toute la série, sont considérables ; nous donnerons ci-après la description de quelques-unes des espèces les plus caractéristiques au point de vue des déformations cavernicoles.

Polyporus sulfureus Bull.

De toutes les espèces rencontrées dans les cavités, le *Polyporus sulfureus* Bull. est une des plus répandues. Elle y présente un polymorphisme qui donne naissance à de nombreuses formes particulières.

C'est ainsi que l'on peut admettre avec Quélet (2) que le *Boletus ramosus* Bull. (planche 148) retrouvé plusieurs fois en Belgique, n'est qu'une simple variété de cette espèce. Ces échantillons rameux rappellent ceux décrits par Van Bambeke (3) provenant des mines de Patience à Glain (Belgique) ou par Sorokine (4) pour des formes asiatiques. Nous avons nous-même fréquemment rencontré cette déformation ; mais,

(1) Gillet, *Hym. de Fr.*, Paris, 1878, p. 747.

(2) Quélet, *Flore mycologique de France et des pays limitrophes*, Paris, 1888, p. 387. Interprétation des planches de Bulliard.

(3) C. Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux du Polypcrus sulfureus* (Bull.) Fries (Bull. Soc. mycol. de Fr., t. XVIII, 1er fasc., 1902, p. 54, 3 pl.).

(4) Sorokine, *Matériaux pour la Flore cryptogamique de l'Asie centrale* (Rev. mycol., 1890, p. 51, 1 pl.).

quoi qu'en dise Bulliard (1) dans l'explication de ses planches,

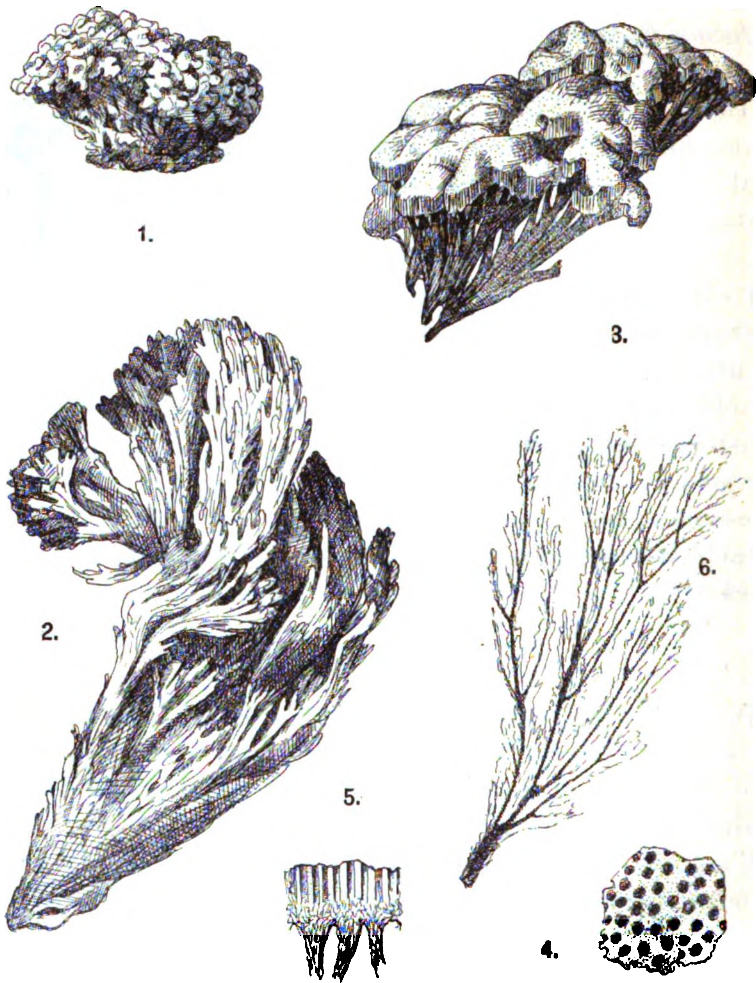


Fig. XIX.

Formes cavernicoles du *Polyporus sulfureus* Bull.; 1, Ptychogaster; 2, forme en byssus, dont les hyphes à la périphérie renferment des conidies endogènes; 3, *Rhizomorpha* s'épanouissant en tubes normaux; 4, pores des tubes de la forme précédente; 5, coupe montrant la relation entre les tubes et les filaments du *Rhizomorpha* qui lui ont donné naissance; 6, mycélium membraneux rappelant les *Athelia*.

nous n'avons pu le découvrir dans les stations souterraines des environs de Paris.

(1) Bulliard. « On m'a assuré, dit cet auteur, l'avoir vu nombre de fois dans les carrières des environs de Paris. » *Hist. des Champignons.*

En observant les échantillons sur place, nous avons pu saisir les termes de passage entre des types souvent très éloignés et qui à première vue ne paraissent pas dériver d'une souche commune. Le mycélium toujours développé à la surface du sol, prend ici une grande extension aux dépens du réceptacle qui n'apparaît que rarement. Il se présente sous les aspects suivants. 1° Mycéliums en byssus ; *Rhizomorpha*, réceptacles stériles.

Les mycéliums byssoïdes les plus fréquents se présentent en échantillons dressés, ou rampants, renflés à la base, à expansions molles, étendues, rayonnant de tous côtés et affectant une forme coralloïde. Ils sont formés de filaments arrondis, adhérents, serrés, renflés légèrement à la partie supérieure, tandis que leurs bords sont neigeux et rigides.

Ces rameaux sont digités, irrégulièrement divisés; ils atteignent une hauteur moyenne de 10 centimètres, sur une étendue qui peut excéder 30 centimètres carrés. Leur couleur est brun très clair (fig. XIX, 2).

Ces formes peuvent se réduire davantage et ne constituer que de minces plaques foliacées blanches, parcourues de nervures larges de 1 à 2 millimètres de couleur brun jaunâtre (fig. XIX, 6).

Ces byssus se composent de filaments cellulaires d'un diamètre de 4 à 5 μ qui forment à la base un tissu continu, intermédiaire par sa constitution entre le mycélium et le réceptable et qu'Hartig appelle « *tissu spongieux* ». Ces cellules ont des parois minces qui ne s'épaississent que beaucoup plus tard. Elles ne présentent que rarement les inflexions brusques à angles droits signalées par de Seynes (1); elles ont un diamètre de 4 à 5 μ et une longueur de 12 à 15 μ et même 35 μ. Quelques-unes ont leur contenu granuleux, tandis que d'autres ont un protoplasma naturellement invisible et qu'il est nécessaire de mettre en évidence par l'eau iodée (fig. XX, 1).

Les filaments terminaux un peu plus larges sont fertiles et donnent naissance à des conidies endocellulaires. Sur le

(1) De Seynes, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs*, Paris, 1888. *II. Polyporus*.

trajet de ces hyphes, à leur extrémité, se forme en plusieurs points une condensation protoplasmique, qui se recouvre ensuite d'une membrane cellulosique pour former autant de conidies dont les parois peu épaisses, lisses et réfringentes se soudent latéralement avec la membrane mince de le cellule mère. Ces conidies ayant 5×6 μ sont subglobuleuses, leur contenu est parfois très légèrement granuleux. On les voit toujours se former dans les filaments à parois minces, c'est-à-dire dans les mycéliums jeunes où elles donnent naissance à des chapelets analogues à ceux décrits et figurés par de Seynes, planche IV, fig. 5, mais où les éléments sont plus nombreux (6 à 10) et sans séparations transversales (fig. XX, 2 et 3).

Lorsque l'humidité atmosphérique diminue, les filaments mycéliens se contractent et se groupent en grosses cordelettes et produisent une forme encore plus condensée : *le Rhizomorpha*. Ce dernier forme un réseau de cordons noirâtres, grenus à la surface, blancs à l'intérieur, ramifiés anastomosés, d'où s'échappent de fines divisions comme des radicelles qui portent çà et là quelques nodosités. Ces *Rhizomorpha* se dressent et s'épanouissent bientôt en un réceptacle variant d'épaisseur suivant les individus. Le plus souvent il est réduit à une couche de tubes très serrés de un demi à 2 millimètres de hauteur, dont les pores sont imperceptibles, tandis que la trame située entre ces derniers est fréquemment hérissée de petites houppes de poils (fig. XIX, 3). Les caractères généraux : odeur particulière, légèreté de l'échantillon, couleur jaune citrin safrané par places, permettent l'identification avec le *P. sulfureus* Bull.

Les hyphes dont les parois sont brun noirâtres sont très serrées à la périphérie, ils deviennent de plus en plus lâches à mesure qu'ils gagnent le centre (fig. XX, 5). Nous n'avons jamais constaté de conidies sur ces types rhizomorphiques, même lorsqu'ils étaient dépourvus de réceptacle.

L'hyménophore, qui prend naissance par épanouissement de ces *Rhizomorpha*, est constitué par une trame formée de fins filaments (diamètre 3, 4 ou 5 μ) ramifiés en tous sens. Ces hyphes viennent se terminer dans les tubes qui sont uniquement conidifères. Chaque filament cellulaire se renfle à son

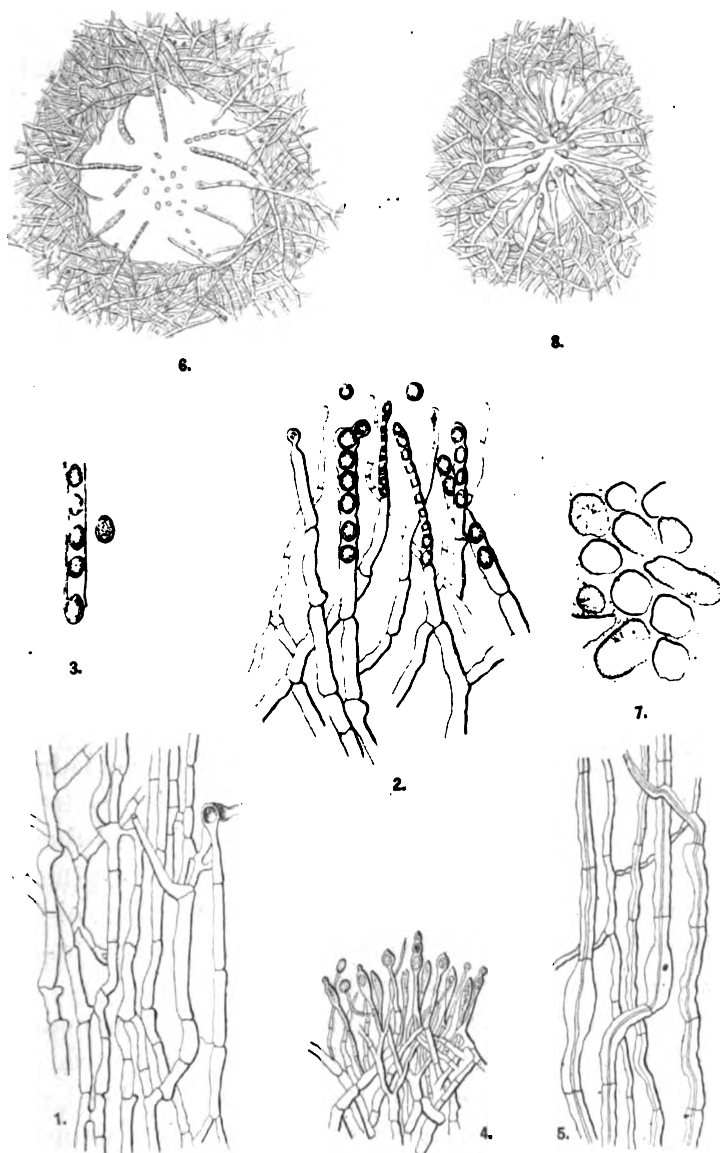


Fig. XX.

Polyporus sulfureus (Bull.) Fries ; 1, hyphes des myccéliums en byssus. Gr. 500 diam.; 2, hyphes terminales de mycéliums byssoïdes renfermant des files de conidies endocellulaires. Gr. 550 diam.; 3, déhiscence d'un filament conidifère de la figure 2. Gr. 550 diam. ; 4, conidies nées dans des cellules en forme de basides à la surface des chapeaux ou sur les Ptychogasters. Gr. 550 diam.; 5, hyphes constituant les Rhizomorpha. Gr. 550 diam. ; 6, coupe transv. d'un des tubes résultant de l'épanouissement des filaments rhizomorphiques. Ce dernier montre des conidies endocellulaires comme celles des mycéliums byssoïdes. Gr. 550 diam. ; 7, coupe schématique transv. d'un échantillon poré, conidipare. Les filaments conidiens rayonnent obstruant les tubes. Gr. 50 diam.; 8, un des tubes précédent montrant les conidies terminales dans des cellules en forme de basides. Gr. 420 diam.

extrémité et, dans l'ampoule ainsi formée, se développe une conidie, au-dessous de laquelle on en distingue jusqu'à 10 de forme, taille et constitution semblable à celles du mycélium byssoïde. Les filaments fertiles, par leur déhiscence, rejettent les conidies endocellulaires dans l'intérieur des tubes (fig. XX, 6) d'où elles sortent par les pores normaux situés à la face supérieure.

Dans les galeries moins profondes, mieux aérées, et sèches, le mycélium s'atrophie au bénéfice de l'hyménophore qui prend la forme en raquette figurée par Bulliard et de Seynes ; mais les tubes sont développés à la partie supérieure des individus et fréquemment plusieurs échantillons se superposent. Quand les échantillons prennent naissance à la voûte sur le passage des suintements, les hyphes contournent l'endroit du passage des gouttelettes d'eau qui empêchent leur développement d'une façon mécanique. Il en résulte de longues stalactites creuses à parois minces de un demi-centimètre de diamètre sur 5 à 6 centimètres de longueur et dépourvues d'hyménium.

Ces échantillons conservent leur couleur citrine et leur odeur normale, les plus altérés devenant brun-chocolat. La trame ne montre pas de variations histologiques ; mais les tubes développés irrégulièrement sont stériles, ou conidifères (fig. XX), les filaments de bordure rayonnent jusqu'au centre, obstruent le tube et donnent chacun naissance à une conidie terminale de 5 μ ronde et à parois minces (fig. XX, 8).

Dans certains petits individus irréguliers, mamelonnés, souvent apores, les conidies se développent à la surface. Une coupe longitudinale montre la trame formée au bord de filaments à articles courts de 6 à 8 μ sur 3 μ, qui s'amincissent, sortent en dépassant la cuticule, se dilatent et prennent la forme d'une baside. Chacune de ces cellules conidifères peut contenir de 1 à 3 conidies. On trouve également des conidies portées par de fins filaments ; elles sont rondes et terminées en pointe à leur partie libre. La taille de ces éléments est la même dans les deux cas (longueur 6 μ, diamètre 4 μ) ; elles ont des parois minces et sont incolores (fig. XX, 4).

Quant aux formes rameuses, elles sont rares, toujours peu

développées, n'excédant pas 4 centimètres de longueur, peu rameuses, à branches irrégulières toujours terminées en pointes. Nous les avons constamment trouvées dépourvues de spores et de conidies. Mais M. Van Bambeke a signalé un échantillon présentant en même temps des conidies endocarpes et épicarpes (1).

Enfin nous avons rencontré des réceptables conidifères véritables. *Ptychogaster*, analogues à ceux qui ont été observés par de Seynes (2) chez cette espèce. Il s'agit de petites masses hémisphériques, de 3 centimètres de diamètre, hautes de 1 centimètre, sessiles, formées de nombreux filaments partant d'un point central de la base s'irradiant en éventail et s'épanouissant en des centaines de corpuscules irréguliers de 1 à 3 millimètres, de couleur brun jaunâtre (fig. XIX, 1).

Une coupe de ces corpuscules (Fig. XX, 4) composant ces masses en chou-fleur (fig. XX, 1) montre à l'extérieur des conidies isolées terminales renfermées dans des cellules en forme de basides rappelant les conidies épicarpes précédemment décrites (fig. XX, 4).

Melanopus Pat. (*Polyporus*) *squamosus* Fries.

Stipes volumineux à base renflée, affectant une forme sclérotique et se terminant par une courte colonnette de 8 centimètres pointue ou épanouie en un chapeau réduit à 2 centimètres, à bords frangés et à peine squameux. Les pores s'étendent sous le chapeau et sur tout le stipe. Ces tubes courts, le plus souvent dépourvus d'hyménium, montrent parfois de rares cystides et basides, en général stériles.

Leptoporus Quel.

Un certain nombre d'échantillons appartiennent à ce genre, ils sont tantôt normaux (*Leptoporus destructor* Fr.), parfois résu-

(1) Van Bambeke, *loc. cit.* Exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* Bull.

(2) G. de Seynes, *Les conidies du Polyporus sulfureus* Bull. *et leur développement* (Mém. Ac. des Sc., 1878).

pinés et stériles (*Leptoporus molluscus* Fr., *L. adustus* Willd.), parfois tout à fait déformés (*Leptoporus candidus* Speg.).

Lenzites Fr.

Ce genre est représenté par *L. betulina* Fr. dont les déformations ont été rangées par Roumeguère sous le nom de var. *Resupinata.*

Mais le *L. abietina* Bull. est encore plus répandu dans des cavités très éloignées; nous l'avons rencontré en effet dans les grottes du Lot, du Jura, en France, et à Adelsberg et Ottoh en Autriche, avec des déformations analogues que nous décrivons ci-dessous.

Ce qui frappe lorsqu'on examine l'ensemble des récoltes, c'est la succession des types offrant tous les termes de passage des formes normales aux formes profondément modifiées.

Cette espèce est très polymorphe. Bulliard(1) a en effet décrit, sous le nom de *Cellularia cyatiformis*, une forme en entonnoir à lames extérieures, et Pokorny (2) a signalé dans la grotte d'Adelsberg, en 1853, le *Lenzites abietina* Bull. en échantillons si déformés qu'il était difficile de les déterminer. Il semble donc que dans cette grotte, cette espèce se soit reproduite depuis cette époque en conservant les caractères acquis. Les échantillons se développent sur la voûte, le sol, parfois même sur les parois, et dans ce cas les lames ont une tendance à se relever en faisant avec le chapeau un angle bien accentué. On trouve alors des lames sur les deux faces du chapeau.

La chair des échantillons est épaisse, spongieuse, boursouflée, d'un brun noirâtre. Leur couleur externe est un peu plus foncée que celle des individus récoltés à la surface du sol.

Les échantillons récoltés se rapportent à cinq formes dont nous donnons ci-après la description.

Type normal du genre. — Nous empruntons les descriptions

(1) Bulliard, *Histoire des Champignons de la France*, Paris, 1780, planches 287-452, texte p. 495-414, t. II.

(2) V. Pokorny, *Uber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen* (Verlandlung des Zoologisch-Botanischen. Vereines Wien, t. III, 1853, p. 14).

suivantes à M. Patouillard (1) : « Chapeau subéreux ou coriace

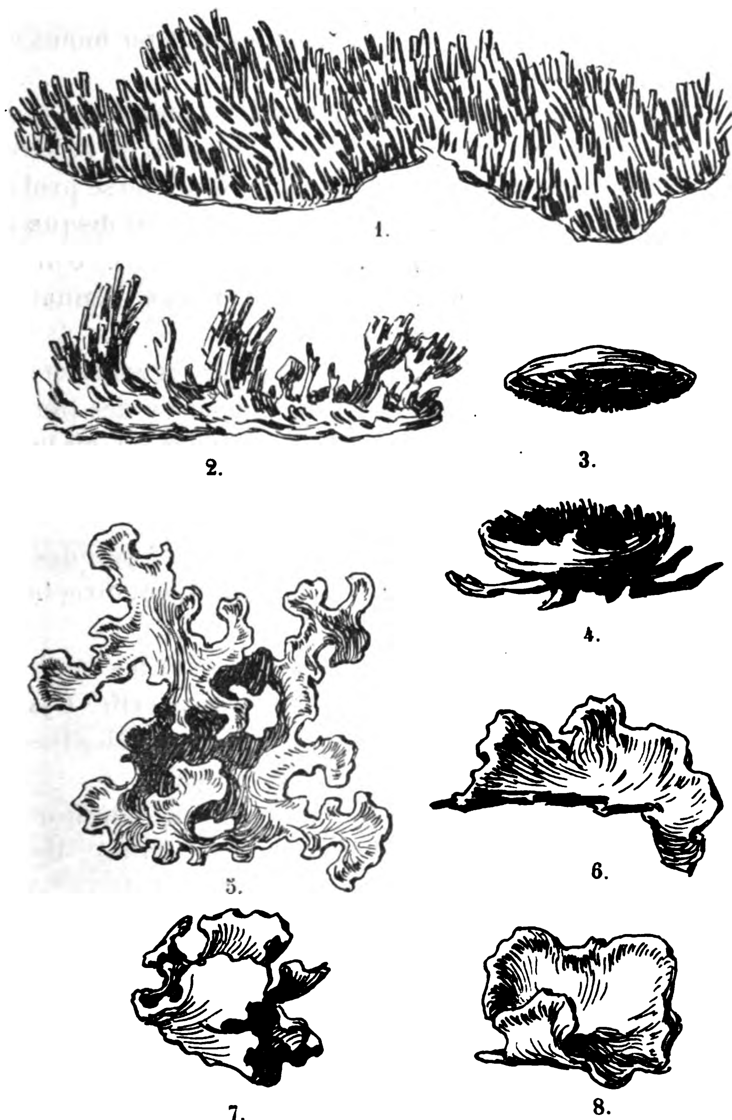


Fig. XXI.
Déformations cavernicoles de *Lenzites abietina* Bull. : 1, forme se rapprochant le plus du type normal ; 2, lames développées par places et séparées par du parenchyme stérile ; 5, 6, 7, 8, forme stériles dépourvues de lames ; 3 et 4, calicules pourvus de lames rayonnantes.

(1) N. Patouillard, *Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes*, Paris, 1900, p. 87.

sessile ou stipité, ordinairement zoné, glabre ou villeux, trame pâle ou brune à hyphes épaisses et tenaces, ornements hyméniens disposés en lames rayonnantes plus ou moins anastomosées à la base.

Le chapeau est le plus souvent sessile et inséré sur le support par toute sa longueur, parfois il se rétrécit en arrière en un court tubercule stipiforme (*L. quercina* Bull.) ou se prolonge en un véritable pied latéral dressé et élargi en disque à la base (*L. Brasiliensis* Fr.). Dans *L. erubescens* Berk., *L. Guillemi-niana* Lev., il y a un stipe central allongé donnant au Champignon l'aspect d'un agaric.

La face supérieure du chapeau est marquée de zones concentriques plus ou moins serrées, correspondant à des périodes successives d'accroissement ; elles sont rarement glabres et présentent alors une croûte peu marquée constituée par l'accolement des hyphes à l'aide d'une substance résineuse, colorée ; le plus souvent elle est rendue villeuse par des poils épars ou réunis en mèches, poils qui continuent directement les hyphes de la trame.

Basides claviformes à quatre stérigmates sur les deux faces des lames, tandis que la trame est toujours stérile. Cystides nulles ou délicates, ne dépassant guère la hauteur des basides. Spores incolores, lisses, ovoïdes ou cylindracées. »

TYPES CAVERNICOLES. — *1re Forme* : Échantillons de 2 à 3 centimètres de diamètre, groupés en touffes. Ils sont coriaces, minces, leurs bords sont enroulés et découpés, ils présentent un pied latéral. La face supérieure est couverte de poils allongés qui lui donnent son aspect feutré (fig. XXI, 5).

La coupe transversale des lames montre des basides stériles ; malgré toutes les coupes pratiquées, nous n'avons jamais rencontré ni spores ni conidies (fig. XXIV, 3).

La partie feutrée est formée de filaments très allongés échappés à la trame qui devient très serrée dans sa partie moyenne (fig. XXIV, 3).

2e Forme : Échantillons disposés en plaques à contours irréguliers, formés par la réunion de plusieurs individus, couvrant jusqu'à 30 centimètres carrés et adhérant au bois

par la face supérieure qui échappe ainsi à l'observation (fig. XXI, 1).

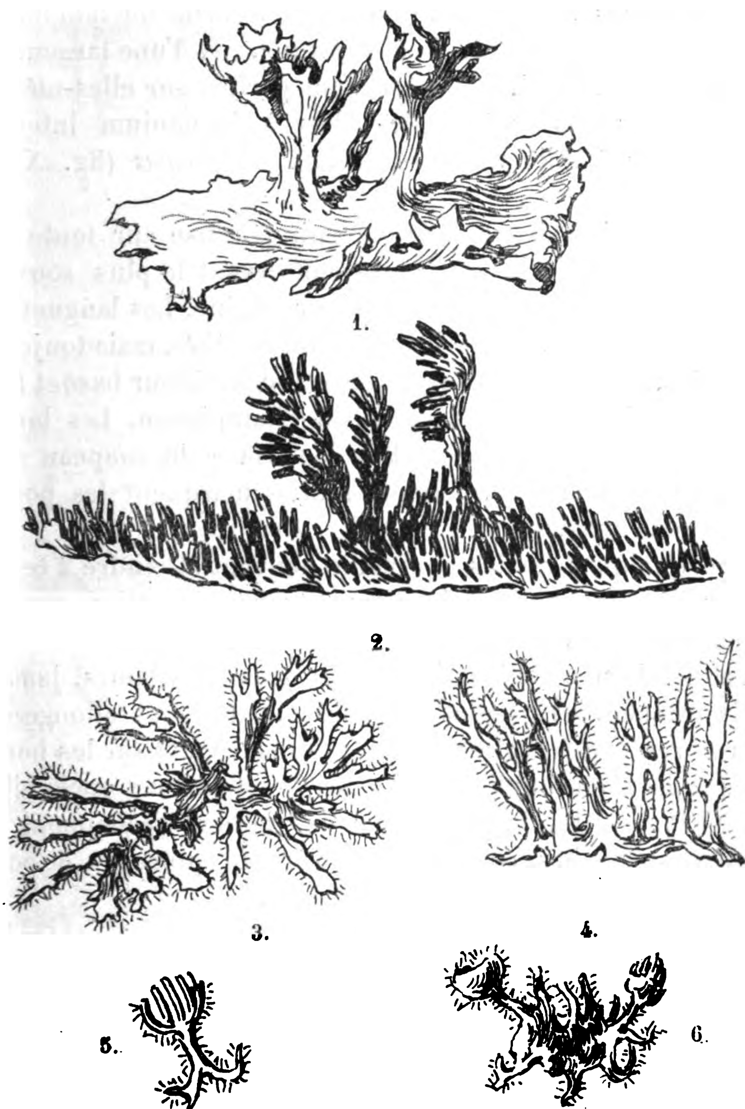


Fig. XXII.
Déformations cavernicoles de *Lenzites abietina* Bull. (suite). 1, 4, 3, transformation coralloïde des lames ; 2, prolifération donnant naissance à des lames pédonculées ; 6, cupules renfermant les lames stériles ; 5, coupe schématique d'une de ces cupules (reproduction grandeur naturelle).

La face inférieure présente des lames plus ou moins ana-

stomosées, formant ainsi des zones circulaires de pores ou d'alvéoles séparés par des portions lamelleuses.

Les lamelles sont souvent réduites à l'état de languettes aiguës au sommet de un demi-centimètre et d'une largeur de 1 millimètre et demi, se contournant parfois sur elles-mêmes pour former des espèces de tubes à hyménium interne. Cette forme établit un passage aux *Polyporus* (fig. XXII, 3, 4).

Cette face inférieure peut devenir poreuse sur toute son étendue; dans ce cas, ces pores conservent le plus souvent une orientation radiale décelant leur origine. Les languettes, tubes ou cylindres, tantôt droits, tantôt couchés, mais toujours parallèles, sont le plus souvent concrescents à leur base et font corps avec la trame principale du champignon. Les lames concentriques d'accroissement de la surface du chapeau sont peu marquées, seules quelques saillies marquent les points d'attache au substratum.

Dans quelques cas les individus peuvent atteindre 2 centimètres d'épaisseur, ils se développent sans orientation, accolés de façon bizarre et leurs lames sont enchevêtrées.

L'hyménium est réparti des deux côtés des lames, jamais sur la tranche, les basides toujours stériles sont allongées ; elles se renflent à l'extrémité et se transforment sur les bords du réceptacle en conidies terminales, véritable macroconidies (fig. XXIV, 2). De la périphérie des lames, s'échappent de nombreuses hyphes, constituant de véritable pinceaux de poils fins, très allongés, souvent remplis d'air.

Sur une coupe longitudinale du réceptacle passant entre les lames sans les intéresser, des filaments clairs très élancés se montrent du côté du chapeau ; la partie moyenne de la trame est formée de filaments serrés, dont quelques-uns coupés transversalement. Ils sont le plus souvent colorés en brun foncé, mais dénués de filaments plus gros, tels que ceux observés dans le parenchyme de *Lenzites erubescens* Berk. La partie interlamellaire est constituée par une couche de pseudo-hyménium, pourvu fréquemment de cystides incrustées que nous décrivons plus loin.

Dans les lames contournées en tubes, l'hyménium interne

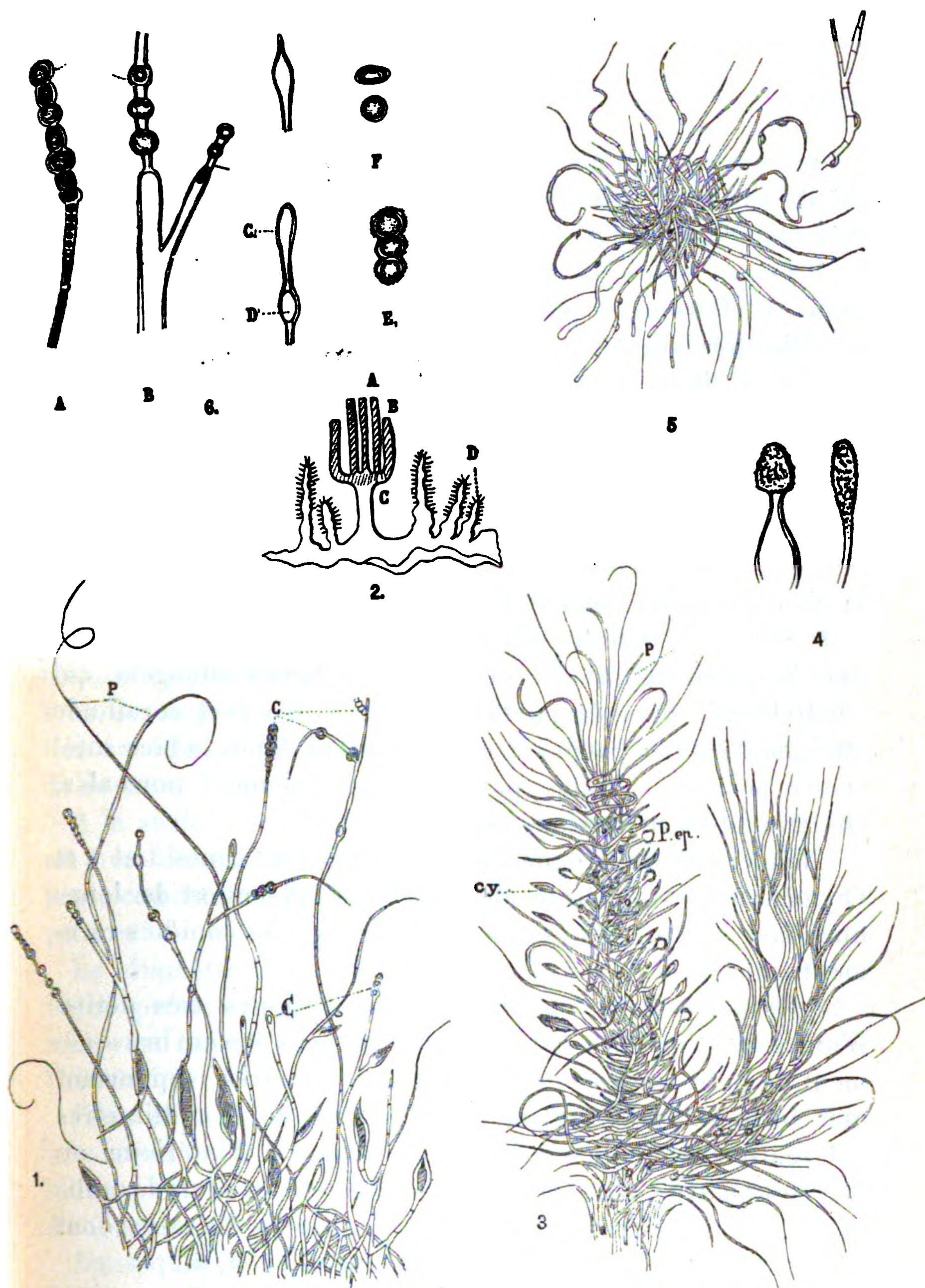


Fig. XXIII.

Lenzites abietina Bull. ; 1, coupe d'une lame devenue coralloïde. Gr. 550 diam. 2, coupe schématique en long de la forme 6; lames incluses dans un parenchyme stérile; 3, même coupe que la précédente, passant par *a*, *b*, *c*, très grossie. Gr. 550 diam.; 4, poils épineux isolés; 5, coupe d'une languette *d* de la figure 2, montrant une masse de filaments pourvus de becs d'anastomoses. Gr. 350 diam; 6, filaments conidiens; *a*, filaments conidiens; *b*, filaments conidiens en voie de désagrégation; *c*, renflement du filament, naissance d'une conidie; *d*, conidie adulte; *e*, conidies agglomérées, couvertes d'oxalate de calcium; F, variation dans la forme des conidies. Gr. 550 diam.

c, filaments conidiens; *c*, conidies; P. poils; C*y*. cystides; *d*, pseudopodes de filaments stériles.

est pourvu de cystides allongées, séparées par de longs filaments rarement conidiens. La surface externe du tube est très filamenteuse (fig. XXIV, 4).

3° *Forme*. — Si la dégradation devient plus profond, les lames se divisent en petites lamellules irpicoïdes et si cette modification survient dans un spécimen à hyménium déjà poriforme, il en résulte des dents très allongées présentant une individualisation complète; orientées circulairement, elles prennent souvent une forme cylindracée et constituent des pointes semblables à celles des *Hydnées*. Les portions les plus profondément modifiées sont toujours au voisinage du point d'insertion et la zone périphérique ne montre pas trace de la disposition normalement rayonnée (fig. XXII).

4° *Forme*. — Dans les échantillons fixés latéralement, tandis que la partie supérieure présente des lames allongées qui s'individualisent en languettes bifurquées d'aspect coralloïde atteignant parfois jusqu'à 2 centimètres et demi, la face inférieure porte des lames petites et sensiblement normales, constituant un hyménium surnuméraire.

L'hyménium des languettes coralloïdes des formes 3 et 4 et l'hyménium surnuméraire de la forme 4 présentent de longs filaments, portant des cystides allongées et des conidies rarement terminales.

5° *Forme*. — Les échantillons sont toujours très petits. D'une trame épaisse couvrant le substratum s'élèvent brusquement de petits pédoncules de 1 à 2 centimètres, supportant une sorte de calice ayant un diamètre de 3 millimètres à 1 centimètre, pubescents à l'extérieur. A l'intérieur on aperçoit quatre à huit petites lames larges de un quart de millimètre, libres et dépassant légèrement les bords du calice dont la hauteur totale est de 1 centimètre (fig. XXI, 3, 4).

Dans les échantillons très petits, les lames sont plus courtes que le calice, et les bords de ce dernier sont repliés intérieurement en forme d'opercule, le tout simule assez bien un fruit d'Eucalyptus (fig. XXII, 5, 6).

La coupe longitudinale (fig. XXIII, 3) montre la trame du calice formé d'hyphes assez développées, dont un grand nombre s'échappent à la partie intérieure, donnant à cet

organe son aspect pubescent. Le groupement des hyphes est tel qu'il en résulte un certain nombre de lacunes oblongues, ce qui augmente chez ce champignon l'aspect spongieux dû à l'air emprisonné.

Les lames présentent des cystides soit normales, soit incrustées (fig. XXIII, 4), le sommet est constitué par un grand nombre de filaments échappés à la trame et formant une véritable houppe de poils (fig. XXIII, 5). Pas de spores ni de conidies.

Cette forme adaptée a été retrouvée dans plusieurs localités. Dans les préparations par dissociation où sur les coupes faites après inclusion, l'aspect des hyphes varie peu quelles que soient les parties ou les formes considérées.

Ces hyphes dans les parties profondes sont fortement serrées, elles présentent des ramifications nombreuses, coudées sous des angles variés, mais ne présentant jamais la disposition en échelle de perroquet signalée dans quelques cas par de Seynes.

A la surface, les hyphes deviennent plus lâches, la croûte est peu dense, un grand nombre de filaments s'en échappent, constituant autant de poils très allongés terminés en pointes.

Le diamètre des cellules varie de 2 μ à 6 μ et la membrane présente une épaisseur de 1 μ, 5, la lumière du filament est uniforme mais elle s'amincit progressivement vers l'extrémité.

Dans la partie épaisse de la trame les filaments sont plus nombreux et intriqués ; ils présentent parfois des becs d'anastomoses ; leur diamètre est de 6 μ et l'épaisseur de la membrane demeure constante.

Dans quelques formes (types 5 et 6) les parties externes de la trame présentent un grand nombre de poils renflés, incrustés de nombreux cristaux granuleux d'oxalate de calcium (fig. XXIII, 5).

Le protoplasme des cellules est clair transparent, colorable en jaune par l'iode, les hyphes de la surface contiennent une substance brune, tandis que celles qui forment les houppes de poils sont remplies d'air.

Nous avons constaté dans un grand nombre d'espèces caver-

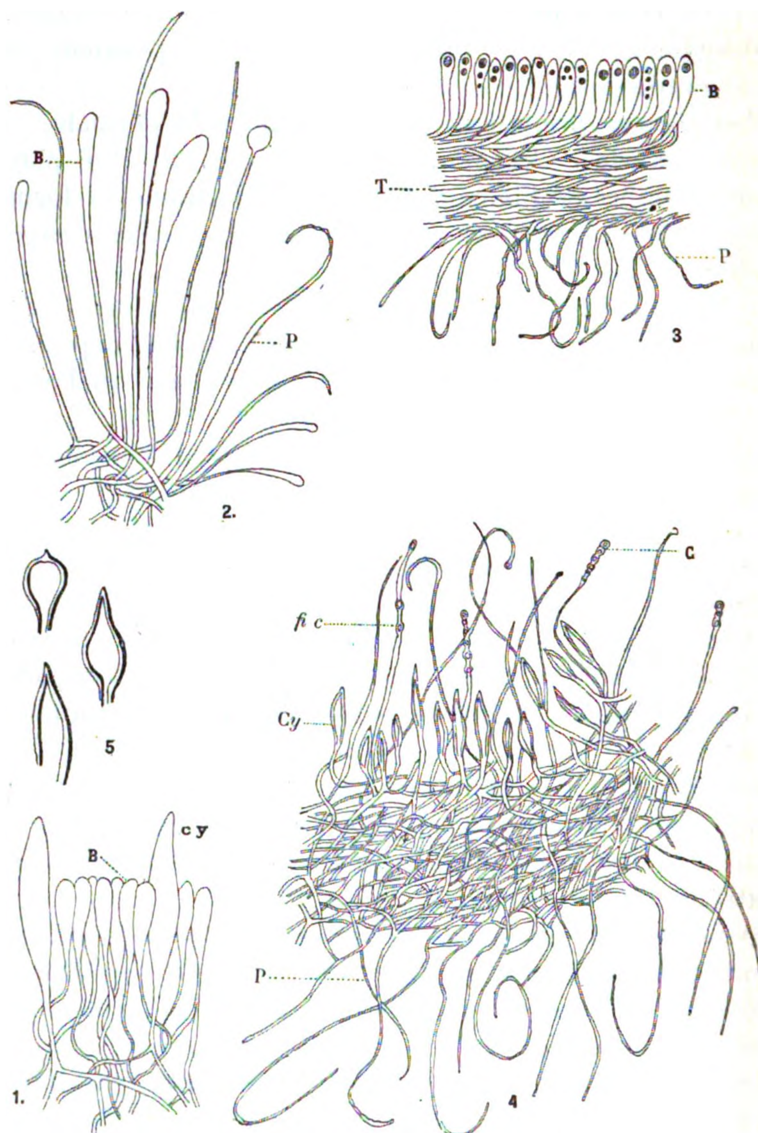


Fig. XXIV.

Lenzites abietina Bull. ; 1, Hyménium normal mais stérile. Gr. 550 diam. ; 2, bords des lames montrant l'allongement des basides et leur transformation en conidies Gr. 550 diam. ; 3, basides en voie de division nucléaire (hymenium de la forme 1) Gr. 550 diam. ; 4, hyménium d'un tube où les conidies se substituent aux basides ; 5, cystides des différentes sortes d'hyméniums. Gr. 550 diam. ;
b, basides ; T, trame ; P. poils ; C*y*, cystides ; conidies ; *fi c*, filament conidien ; *c*, conidie.

nicoles la disparition totale de l'hyménium. Dans les formes

étudiées ici ce dernier subit un grand nombre de variations. Dans les formes les plus normales les basides subsistent mais demeurent stériles (fig. XXIV,1;) quelquefois au contraire les basides s'allongent en filaments par suite d'une véritable régression. Patouillard (1) a déjà signalé dans une même espèce tous les passages de la baside au poil stérile.

Enfin les basides peuvent donner naissance sur cet hyménium ou sub-hyménium à des conidies comme celles qui ont été observées par MM. Patouillard et Richon chez *Corticium*, *Trametes* et *Calocera*. On y trouve tous les stades depuis la baside s'allongeant en poil avec conidie terminale (transformation de la baside en conidie) jusqu'au type où les filaments se cloisonnent pour donner des chapelets conidiens. Le grand nombre d'individus recueillis et leur provenance variée permettent de considérer comme constante la production de conidies hyméniales se subtituant aux spores du type normal; le même fait a déjà été constaté par de Seynes chez *Polyporus biennis* Bull. (2) et par nous sur un grand nombre d'espèces vivant souterrainement.

Les cystides varient peu dans leur forme générale, elles s'allongent, deviennent lancéolées, s'incrustent d'oxalate de calcium pour constituer des poils épineux, se répartissent irrégulièrement car elles sont entraînées par l'allongement démesuré des filaments constituant l'hyménium; elles sont alors greffées à angle aigu sur des filaments présentant une extrémité spatulée (fig. XXIII,1).

Quand les lames se recourbent donnant naissance à un tube analogue à celui des *Polyporus*, l'hyménium est interne pourvu de cystides et de poils conidiens, disposition rappelant celle observée par de Seynes chez *Polyporus sulfureus* Bull. (3) chez lequel des tubes à section polygonale portaient sur leur surface interne des conidies au lieu de spores (Pl. 2, fig. 4). La partie externe de ces tubes dépourvue de cystides est couverte de houppes formées de longs filaments

(1) Patouillard, *Basides à la surface d'un chapeau de Polyporus* (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1889, p. 82).

(2) De Seynes, *Conidies de Hydnum coralloides* Scop. (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1891, p. 77).

(3) De Seynes, *Recherches sur les végétaux inférieurs. Polypores*. Paris, 1888.

échappés à la trame très compacte dans sa partie moyenne.

Sur les individus fixés latéralement l'hyménium surnuméraire est dû au prolongement de l'hyménium normal (1), il présente des filaments conidiens sur les deux faces.

Les lames peuvent passer à la forme Hydnum, l'hyménium est alors disposé sux des pointes pourvues de houppes de poils conidiens et dépourvues de cystides. Dans les formes 6 les lames sont entourées d'un parenchyme en entonnoir, l'hyménium présente une quantité de poils incrustés, mais les conidies sont rares (fig. XXIII,3).

Les différentes formes étudiées présentent des conidies identiques, exogènes, plus ou moins rares, suivant la forme considérée; nous n'en avons jamais rencontré dans le tissu du réceptacle qui soient semblables à celles signalées par de Seynes (2) chez *Polyporus sulfureus* Bull.

D'après leurs dispositions on peut distinguer : Les conidies terminales rares et les files de conidies : Les premières solitaires sur des cellules basidiomorphes. Les secondes groupées en files de 4 à 15 sur toute la portion terminale d'un filament spécial. La conidie terminale de cette file est plus grosse, c'est la plus ancienne, les autres se forment successivement par ordre de surperposition, pour former un chapelet septé et toruleux (fig. XXIII, 6).

Ces conidies appartiennent au type 1 de de Seynes : « à formation libre avec contiguïté des parois de la cellule mère appliquées sur la cellule fille ». Leurs formes et leurs dimensions sont variables, elles sont ovales ou sphériques, mais à parois minces. Leur diamètre varie de 10 μ à 16 μ, les oblongues présentent une largeur de 8 μ et un grand diamètre de 10 μ à 12 μ et même 15 μ. Ces dimensions assez grandes se rapprochent de celles que de Seynes a signalées comme rares. La paroi réfringente atteint souvent une épaisseur énorme, la surface externe est fréquemment incrustée et devient épineuse, elle est ordinairement pourvue d'un petit appendice allongé,

(1) P. Vuillemin, *Remarque sur la production des hyméniums adventices* (Soc. myc. de Fr., 1891, t. VII, p. 27-30).

(2) De Seynes, *Recherches sur les végétaux inférieurs. De la formation des corps reproducteurs appelés acrospores*, 1888, p. 50.

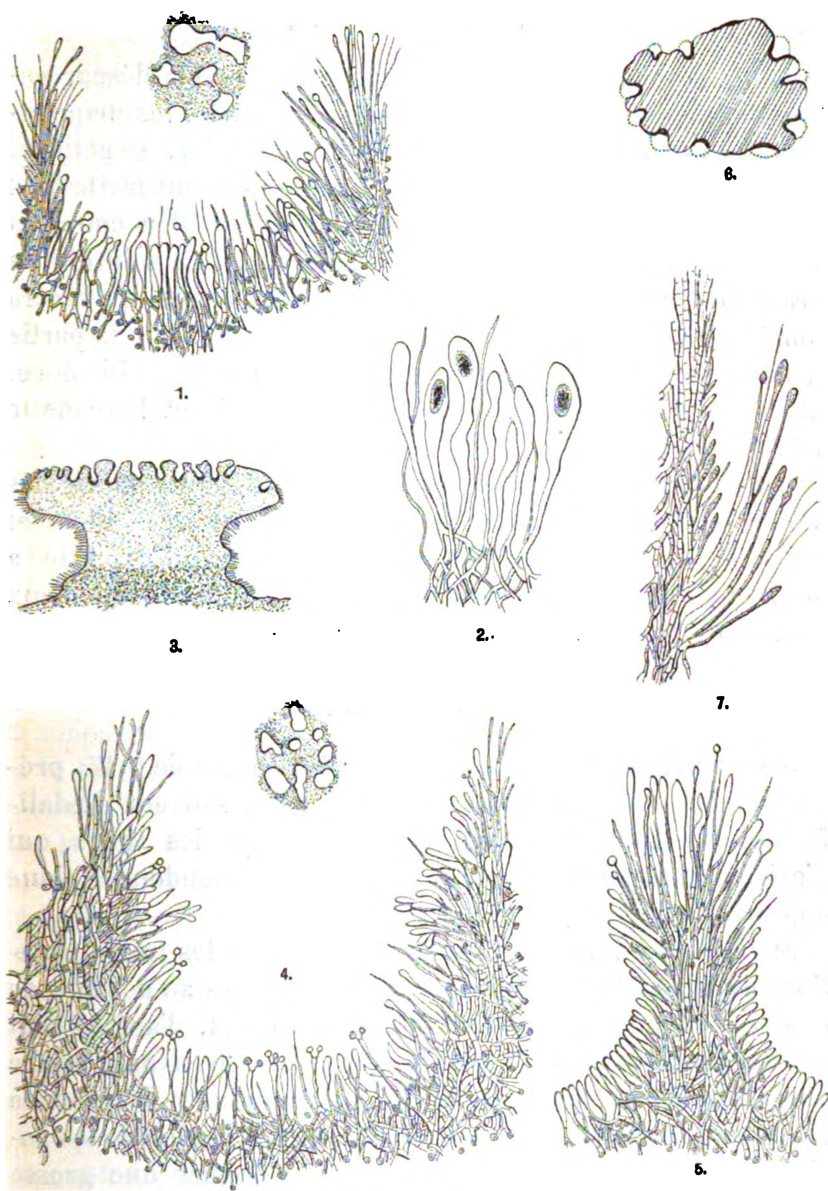


Fig. XXV.

1, Forme souterraine de *Trametes gibbosa* Bull. Coupe long. d'un tube, hyménium montrant la transformation des basides en conidies. Gr. 420 diam. ; 2, basides stériles des formes souterraines de *Polyporus versicolor* L. Gr. 420 diam. ; 3, coupe long. schématique d'un chapeau adventif de *Polyporus versicolor* L., dont les tubes présentent un hyménium anormal, mais fertile. Gr. 220 diam., figuré en 4 ; 5, hyménium passant en surface et montrant la transformation lente des basides en conidies (*Polyporus versicolor* L.) Gr. 420 diam. : 6. coupe transv. d'une forme sclérotique de *Polyporus versicolor* L. où l'hyménium est disposé dans des gouttières longitudinales (tubes incomplets) ; 7, filaments basidifères devenus conidiens, très allongés, disposés en couronne et s'élevant de la base d'un sclérote de *Polyporus versicolor* L., stérile dans toutes ses autres parties. Gr. 420 diam.

reste de la membrane gélifiée, subsistant après la désagrégation des filaments conidiens. Arrivés à maturité, les chapelets conidiens se dissocient, les parties intermédiaires se gélifient et le filament se désorganise. Ces conidies fixent facilement les matières colorantes, particulièrement le bleu coton et montrent alors des granulations à l'intérieur. La solution de Gram ne leur communique pas la couleur acajou qu'Errera considère comme caractéristique du glycogène, seule la partie centrale se teinte en jaune, la membrane demeurant incolore. L'acide osmique les colore légèrement en noir et l'orcanette acétique en rose.

Cette espèce a donc persisté dans ces conditions anormales depuis déjà un demi-siècle, se multipliant par myséliums et conidies, en conservant les modifications acquises. Elle a donné naissance à des caractères morphologiques nouveaux en voie de fixation.

Trametes gibbosa Bull.

Grosse masse blanche épaisse de 0,10, longue de 0,15, présentant des pores extrêmement irréguliers, souvent dœdaliformes. La coupe longitudinale montra que les tubes, qui n'existent que par places, présentent une profondeur à peine appréciable.

Sur le même individu nous trouvons toutes les transformations de la baside ; les unes donnent des spores au nombre de quatre, comme dans les échantillons normaux, d'autres sont stériles, contournées et déformées ; nous en avons même observé qui n'ont produit qu'une spore unique développée latéralement. Enfin et c'est là le cas le plus fréquent, les basides restent stériles et s'allongent, pour donner une grosse conidie terminale (transformation totale de la baside en une seule spore ou macroconidie). Lorsque l'hyménium arrive à la partie ouverte des tubes, toutes les basides se transforment en poils stériles (fig. XXV, 1).

Les échantillons complètement blancs ont été rencontrés dans les mines d'Autun, au Thélots et à Ravelon.

Trametes medulla panis Fr.

En larges plaques sinueuses, épaisses, à chair blanche et molle, ne montrant que par places des îlots mamelonnés, couverts de pores échantillons correspondants au type. On trouve dans les milieux souterrains deux formes de cette variété : l'une à spores blanches elliptiques de 3 μ sur 1 à 2 μ, l'autre violacée à pores blancs, et à spores oblongues de 5 μ sur 3 μ.

Coriolus Quelet.

Ce genre est représenté par quelques espèces parfois peu déformées (*Coriolus velutinus* Fr., *C. zonatus* Fr.) ou présentant comme *C. versicolor* L. toute une série de déformations qui se rencontrent parallèlement chez la plupart des Polyporées et que nous exposons ici.

La forme la moins fréquente et la plus normale se rapproche de celle figurée par Bulliard (1) sous le nom de *Boletus versicolor* Bull. Ce sont de grands échantillons de 0,10, sessiles, à zones plus brunes que dans le type. Les tubes très courts situés à la face supérieure sont fertiles. On trouve aussi d'autres échantillons se rapportant au *P. lutescens* Pers.

On rencontre également des groupes d'individus, jaune atténué, infundibuliformes, chez lesquels l'hyménium à tubes courts (fig. XXVI,3) est logé dans l'entonnoir. Cette réduction des tubes peut encore s'exagérer, et ceux-ci ne plus exister que par places, où on les trouve irrégulièrement disposés et à pores agrandis.

Un grand nombre de variations où les tubes tendent à disparaître gravitent autour des formes précédentes. Nous trouvons des grosses boules irrégulières, jaunâtres, de 0,04 à 0,07 de diamètre, pédonculées par un très petit point et paraissant sessiles (fig. XXVI,4). Elles sont formées d'hyphes intriquées, serrées, bourrées d'un contenu granuleux; il existe sur la périphérie de la coupe de petites gouttières où se localise l'hyménium qui présente de grosses basides, allongées, gonflées en massues stériles (fig. XXV, 2). L'hyménium peut

(1) Bulliard, *Champignons de la France*, pl. LXXXVI, A et B.

sortir de ces gouttières, il déborde alors en surface sur toutes les aspérités, les basides s'allongent encore, en restant normales ou en se transformant en poils stériles (fig. XXV, 5 et 7).

Lorsque les tubes subsistent par places, les cloisons médianes

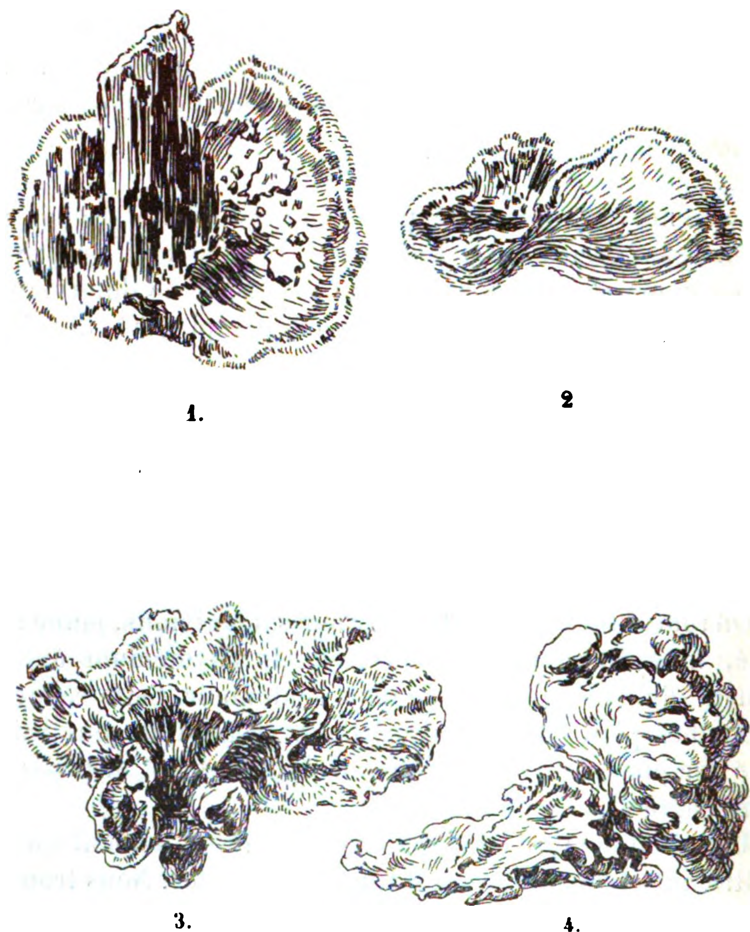


Fig. XXVI.
Polyporus versicolor L., formes cavernicoles; 1, 2, types peu déformés; 3, échantillons infundibuliformes à hyménium en surface; 4, type en chou-fleur.

séparant des tubes peuvent disparaître et donner à la surface de l'hyménium un aspect dœdaliforme. C'est par un processus analogue que la trame peut manquer entre les tubes qui sont alors isolés.

Chez les individus affectant la forme de stalagmites,

l'hyménium se développe seulement à la base, les basides s'allongent en restant normales, mais stériles, d'autres se transforment en poils, mais toutes entourent, en se dressant, la masse du champignon restée stérile (fig. XXV, 7).

Enfin on peut rencontrer des masses informes, absolument stériles.

Il n'est pas rare de rencontrer sur l'un quelconque de ces types des protubérances en forme d'entonnoir, qui s'emboîtent les unes dans les autres sur une longueur qui peut atteindre 0m,25 et présentent l'aspect de chapelets quand elles sont couchées et de colonnettes lorsqu'elles sont dressées (fig. XXVII, 4). Ces proliférations, analogues à celles citées par de Seynes (1), Phillips (2), Hawey (3) et Clos (4), conservent la propriété de donner des tubes avec basides étroites, allongées, en massues et portant 2 ou 3 spores (fig. XXV, 3), tandis que le champignon support reste stérile.

Comme pour les autres *Porées*, nous avons observé des appareils conidiens à l'intérieur de tubes non sporifères et sur de véritables *Ptychogaster*.

Certains échantillons étalés montrent des pores sur les deux faces (fig. XXVII, 1). La coupe de ces derniers présente des filaments implantés en profondeur, formés d'hyphes épaisses, ramifiées, s'épanouissant à la surface en bouquets conidiens de 4 à 5 éléments, présentant un diamètre de 6 à 8 μ, à peine pédonculés, se colorant sous l'action de l'iode (fig. XXVII, 2).

La forme *Ptychogaster*, sessile, ou développée par le prolongement des hyphes d'un chapeau stérile, est constituée par de petites masses en disques concaves de 0,01 de diamètre, présentant des pores irréguliers. Contrairement aux *Ceriomyces* du genre *Dœdalea*, ceux du genre *Polyporus* développés à l'obscurité sont toujours sessiles. En coupe longitudinale, ils montrent des tubes irréguliers, anastomosés, qui renferment des fila-

(1) De Seynes, *Dict. de Botan.*

(2) W.Cl. Phillips, *Monstruosités dans les Champignons* (Rev. mycol., t. X, 1882, p. 137).

(3) F.L. Hawey. *Proliferon fungui* (Bot. Gaz., 1887).

(4) Dr Clos, *Discussion de quelques points de glossologie botanique* (Bull. Soc. bot. de Fr., t. IV, 1897, p. 747).

ments conidiens peu ramifiés à conidies en bouquets de 1 à 3 éléments de 4 à 5 μ, sessiles sur les filaments renflés aux points d'insertion (fig. XXVII, 5, 6). Nous avons pu saisir une relation directe entre le *C. versicolor* L. et une forme *Rhizomorpha*. Dans les mines d'Autun, existe un long *Rhizomorpha*, mycélium condensé, rameux atteignant 1 mètre et d'un diamètre de 0,01 à 0,03 à la base, à zone corticale écailleuse noire, recouvrant une zone médullaire blanche. Il est formé d'hyphes intriquées, produisant de rares chapeaux à pores stériles, ou des espèces de sclérotes denués d'organes hyménifères ou encore des hyménophores en entonnoirs emboîtés les uns dans les autres en colonnettes et présentant des tubes stériles.

L'étude de cette espèce montre une déformation parallèle et croissante entre les formes morphologiques et la constitution anatomique; le terme final étant le remplacement des spores par des conidies. Les échantillons résultant du développement des spores anormales ou des conidies conservent les déformations acquises par l'adaptation ou retournent aux types normaux.

Ungulina Pat. *Gillotii* Roum. (*Polyporus Gillotii* Roum.).

Ce Polypore paraît avoir des rapports d'une part avec le *P. marginatus* Fr. et de l'autre avec *P. annosus* Fr. dont il ne semble qu'une variété.

Lorsque les échantillons ont peu varié, ils présentent un chapeau polymorphe, tuberculeux, subglobuleux souvent difforme irrégulièrement mamelonné, épais ou aminci à la base, ou entièrement étalé et résupiné. On les rencontre en plaques irrégulières de 0,15 à 0,25, épaisses de 0,05; ligneux, ils deviennent durs et cassants en se desséchant. Hyménium blanc, à pores serrés, petits, arrondis ou sinueux, parfois labyrinthiformes, conservant leur couleur primitive et recouvert fréquemment à la marge par la cuticule du chapeau. La partie supérieure du chapeau est d'une nuance brun jaune uniforme, striée, puis lisse, devenant luisante par le frottement. Elle est mamelonnée et marquée de diverses zones d'accroissement concentriques et concolores. La chair est blanche,

inodore à l'état frais. Elle prend ensuite une odeur de farine (mine d'Allevard, récolté par le Dr Gillot).

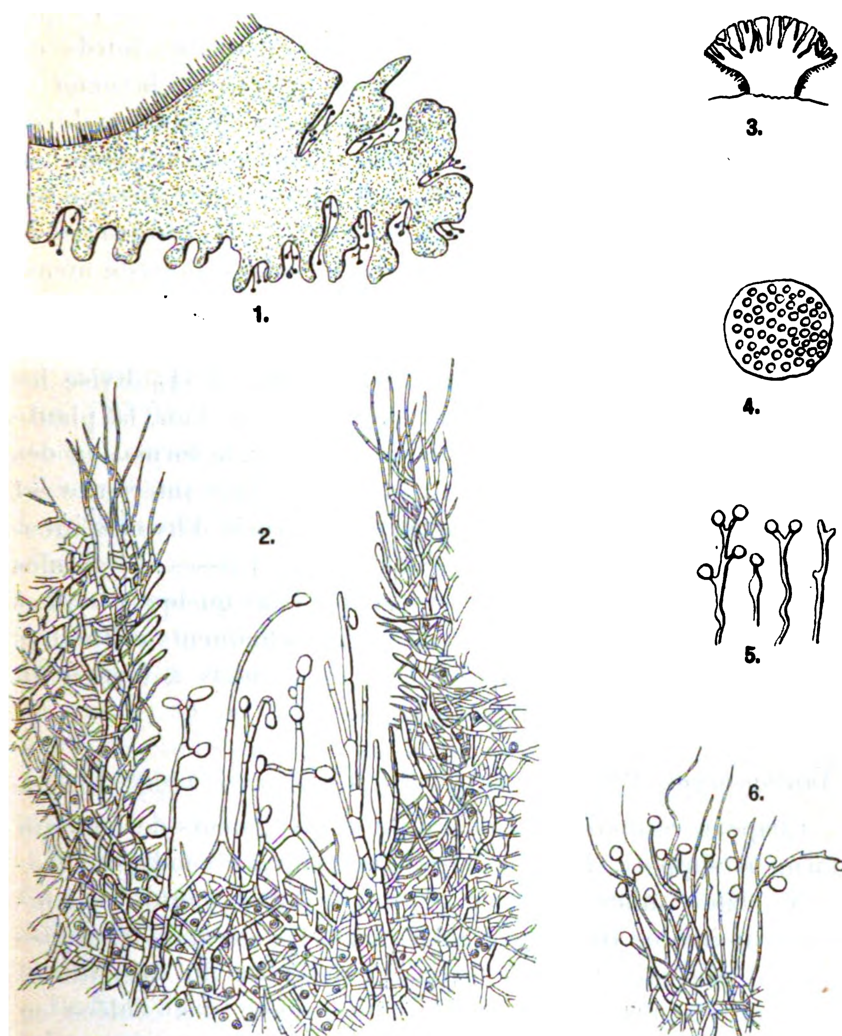


Fig. XXVII.
Formes conidiennes du *Polyporus versicolor* L. 1, Coupe schématique d'une forme conidifère montrant une zone porifère sur les deux faces du champignon. Gr. 30 diam.; 2, coupe longitudinale d'un tube montrant les filaments conidiens et leur insertion. Gr. 620 diam.; 3, Ptychogaster. Coupe long. Gr. 3 diam.; 4, face porifère; 6, filaments conidifères des tubes du Ptychogaster. Gr. 620 diam.; 5, insertion des conidies sur leurs filaments d'origine. Gr. 620 diam.

Les échantillons récoltés par nous dans les mines d'Autun sont plus petits et tous sensiblement de même taille. Ils sont

brun-chocolat et ont 0,10 de long sur 0,07 de large et de 0,10 à 0,15 d'épaisseur. Ils so t très irréguliers, à cuticule chagrinée, dépourvus de stipe et ils présentent de fortes aspérités constituées par les zones d'accroissement; les bords en sont arrondis. Ces types ont la surface hyméniale blanche et dépourvue de toute trace de pores. Sur des échantillons développés verticalement les pores bien conformés sont obliques et leurs orifices taillés en sifflet. Enfin nous avons observé des types chez lesquels les pores peu accusés sont recouverts de granulations rappelant les sorédies des *Lichens*. Il existe même des cas où l'hyménium représenté par une croûte forme des bandes irrégulières blanches à la surface du chapeau.

Au point de vue histologique M. Patouillard (1) divise les formes de cette espèce en deux types. Dans l'un, la plante est munie de tous ses organes et dans l'autre, la formation des tubes hyménifères n'ayant pas eu lieu, la face inférieure est homogène. La trame du chapeau est formée d'hyphes incolores, longues, peu cloisonnées et à parois épaisses; les boules au-dessous des cloisons sont rares, cependant quelques hyphes en possèdent des deux côtés à la fois. Ces filaments cellulaires sont droits ou ondulés et entrelacés de manière à former un pseudo-parenchyme à mailles serrées.

Xanthochrous (Pat.) *rheades* Pers. (*Polyporus rheades* Pers.).

Chapeau résupiné enroulé autour des fragments de bois qui forment support. Il varie d'épaisseur suivant l'endroit considéré : lame mince tantôt dépourvue de tubes, tantôt au contraire munie de tubes bien développés. Ces derniers irrégulièrement disposés sur les parties pendantes du réceptacle, tombent les uns sur les autres, déterminant, des coulées en gradins. Sur certains échantillons la surface hyménifère présente des mamelons irréguliers dépourvus de tubes.

La surface porifère, seule visible, va constamment en s'amincissant jusqu'au bord et montre des tubes toujours orientés perpendiculairement au support, les tubes varient suivant

(1) Patouillard, *in* Gillot, *Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creusot* (*Saône-et-Loire*) *et d'Allevard* (*Isère*) (Rev. mycol., 1882, p. 237).

l'épaisseur du réceptacle, rares et peu épais sur les bords, ils peuvent atteindre 0,04 dans les parties les plus épaisses. On observe sur la surface hyménifère un duvet produit par la prolifération des hyphes qui obstruent les tubes et forment un chapeau adventif dans lequel se développent des tubes irréguliers à coupe subhexagonale (fig. XXVIII, 1).

Ces tubes sont dépourvus d'hyménium normal, ils ne renferment en effet jamais de spores, et les basides s'allongent pour former des poils conidifères. Les filaments conidiophores sont dépourvus de cloisons transversales et s'entre-croisent parfois jusque dans le milieu du tube qui se trouve ainsi complètement obstrué dans la partie profonde ; les conidies ne se développent jamais dans la partie terminale des tubes (fig. XXVIII, 2, 3). Les conidies ainsi formées sont généralement isolées, on en trouve rarement deux sur le même filament ; elles sont subelliptiques, lisses et renferment un énorme noyau. Les filaments conidifères sont mêlés à une quantité d'hyphes stériles.

Les pores voisins de la partie terminale du réceptacle deviennent irréguliers, ils sont coupés en sifflet et de plus en plus réduits. Les bords du réceptacle en sont totalement dépourvus, et les conidies qui se développent à la partie profonde de ces tubes pénètrent alors complètement dans la trame du champignon où elles constituent de rares conidies endogènes.

Localités : Mines de schistes de Ravelon, près Autun, à 60 mètres de profondeur, et, fait curieux, le Dr Gillot nous a affirmé que cette espèce n'avait jamais été rencontrée à l'état normal aux environs d'Autun.

Le tissu du chapeau se continue dans l'espace qui sépare les tubes sans subir de changements, puis il forme un tissu plus serré correspondant à une couche sous-hyméniale qui se termine directement en dehors sans donner d'hyménium fertile. Lorsque le tube cesse d'exister, le tissu se resserre davantage pour terminer le champignon. Quant aux pseudo-sorédies, elles sont constituées par des groupes de poils fins, incolores, émergeant du tissu, les parois de ces poils sont chargées d'oxalate de calcium (fig. XXVIII, 6). Ce qui est particulier, c'est

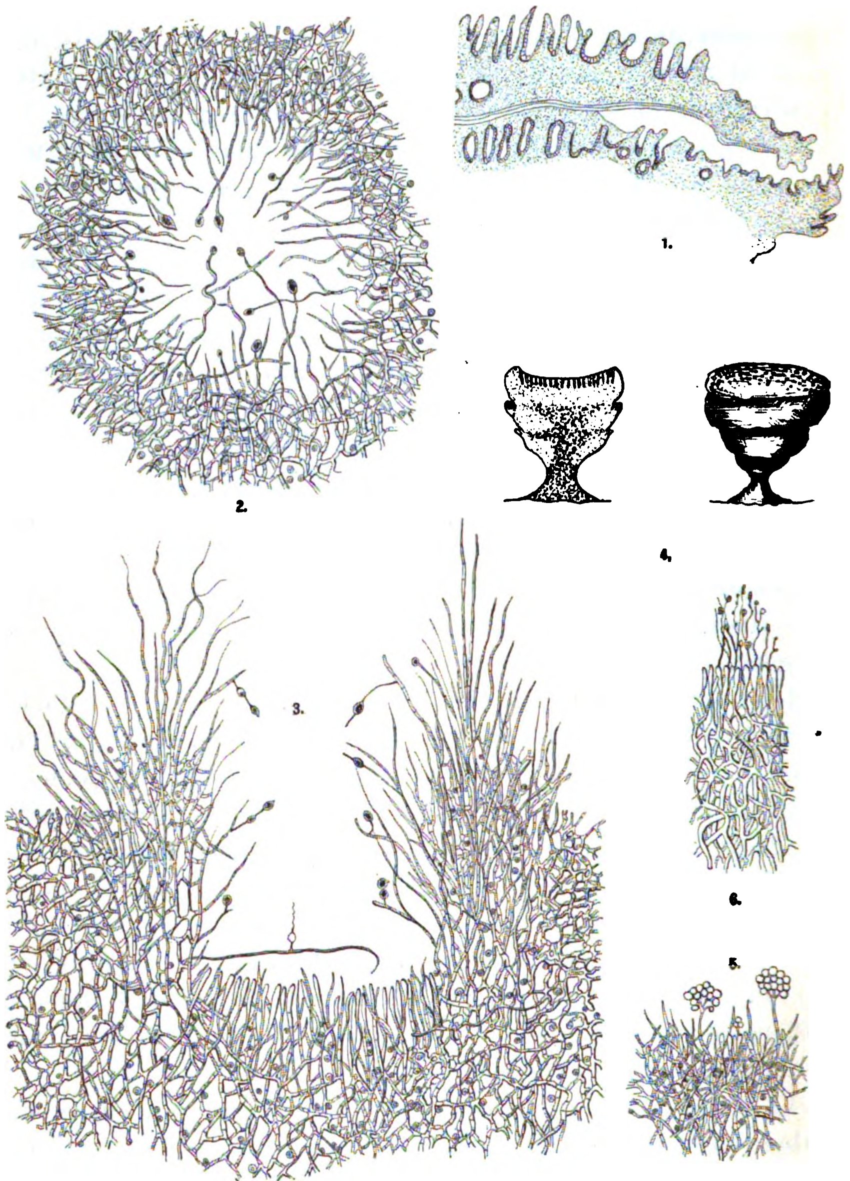


Fig. XXVIII.

1, Coupe longit. schématique du *Polyporus rheades* cavernicole, montrant deux zones porifères superposées ; 2, coupe transv. d'un tube de la zone inférieure, montrant de nombrreux filaments conidiens. Gr. 550 diam. ; 3, coupe long. d'un pore de la zone externe montrant la disposition des conidies. Gr. 550 diam. ; 4, groupement en colonnettes du *Polyporus versicolor*, montrant son origine dans une prolifération centrale discontinue. Gr. naturelle ; 5, conidies de la surface du chapeau du *Polyporus Gillotii*. C. Roum. ; 6, filaments en groupe, rappelant les sorédies des lichens et couverts d'oxalate de calcium chez *P. Gillotii*, d'après Patouillard.

que la forme apore homogène se présente simultanément avec la forme complète normale. Même lorsque les tubes paraissent normaux, ils sont dépourvus de spores.

Dans les types provenant des mines de Ravelon près Autun, nous avons constaté qu'à la surface du chapeau, les hyphes de la trame se prolongent en bouquets conidiens d'une trentaine d'éléments. Ces conidies petites et rondes ont un diamètre de 4 à 5 μ, elles sont portées par un court pédoncule et n'existent que par places sur le chapeau (fig. XXVIII, 5).

Cette espèce très polymorphe, qui se rencontre à plus de 100 mètres de profondeur, se rapproche de celle qu'a décrite Scopoli (1) et qu'Hoffmann a figurée sous le nom de *Poria scutata* (Pl. X et IX de son *Vegetabilia in Hercyniæ*, etc.). Roumeguère en a fait une espèce qu'il a dédiée à notre ami le Dr X. Gillot. On est là en présence d'une véritable forme adaptée, se reproduisant sans doute par conidies et constituant une espèce fixée. Le Dr Gillot l'a rencontrée en 1870, et nous la retrouvons en sa compagnie lors de nos herborisations de 1904 dans les mines d'Autun, du Thelot et de Ravelon, mais la plupart des échantillons d'*Ungulina Gilottii* se rapprochent beaucoup aujourd'hui d'*Ungulina annosa* Fr. (*Polyporus annosus* Fr.) dont cette espèce semble dériver.

Merulius. Fr.

Les espèces cavernicoles de ce genre (*M. tremellosus* Fr., *M. melanoceras* Mont., *M. molluscus* Fr.) montrent l'hyménium à la partie supérieure du chapeau, rarement sur les deux faces. Comme Schulzer (2) l'a observé chez *M. lacrymans* Wulff. L'hyménium manque ou est irrégulièrement développé et présente des basides normales allongées à spores hyalines 5 = 1 1/2 et biguttulées. Parfois les cystides et les basides s'allongent démesurément et reviennent à l'état de simples filaments végétaux, comme cela a déjà été observé chez *Merulius lacrymans* (3)

(1) Scopoli, *Dissertationes de plantis subterraneis generis obscuri*, 1772, t. XXVII, p. 106.

(2) Stephan Schulzer, von Meggenburg, *Hymenomyceten, Hut mit dem Hymenium auf der Oberseite* (Oester. Bot. Zeitschr., XXXI, 1891.

(3) Harting, *Die Zerstörungen des Bauholzes durch Pilze* (Berlin, Springer,

Wulff. Sur quelques échantillons la surface hyméniale présente de petites boules formées de filaments intriqués, donnant à cette partie du champignon un aspect granuleux.

Phylacteria Pers.

Ce genre est représenté par de nombreuses espèces, presque toujours stériles (*Phylacteria pannosa* Sow., *P. caryophyllea* Pers.). Toujours très rameuses et portant parfois des aigrettes soyeuses à la périphérie (*Phylacteria anthocephala* Fries.). Quelques types montrent des ramifications et portent trois à cinq chapeaux pédicellés, naissant à la moitié du stipe (*P. palmata* Fries.). Le *Phylacteria terrestris* Pers., le plus répandu, est en échantillons spongieux, noirs, à rameaux peu lobés, irrégulièrement frangés et toujours dépourvus d'hyménium.

Un certain nombre de formes ont été établies par Roumeguère (1) et Fourcade (2) pour les *Phylacteria* récoltés en milieux souterrains.

Lentinus Fr.

La taille des individus est variable : petite dans les cavités naturelles, elle peut atteindre $0^{m},50$ dans les mines. Les déformations peuvent être rapprochées de celles décrites par de Candolle sous les noms d'*Agaricus tubaeformis* et *Clavaria thermalis* D. C. (*Rameria ceratodes* Holmsk.), mais ces dernières ont été considérées comme les formes tératologiques de *Lentinus lepideus* Fr. Dans les cavernes on rencontre plutôt le *Lentinus tigrinus* Bull. décoloré grêle, à stipe très allongé, souvent fasciculé, parfois contourné en cor de chasse, rarement tordu. Il se termine parfois en pointe stérile, ou porte des chapeaux de quelques millimètres à lames rudimentaires ou nulles. Les chapeaux prennent parfois un aspect infundibu-

1885, I, tab. II, fig. 7). — Eichelbaum, *Ueber Conidienbildung bei Hymenomyceten* (Gesells. f. Bot. zu Hamburg, Febr. 1885).

(1) Roumeguère, *Champignons monstrueux des carrières de phosphates de chaux du Quercy* (Rev. mycol., oct. 1886, p. 200).

(2) Fourcade, *Les Champignons des galeries souterraines des thermes de Bagnères-de-Luchon* (Rev. mycol., 1879, p. 63).

liforme et les lames se montrent à la partie supérieure interne de l'entonnoir.

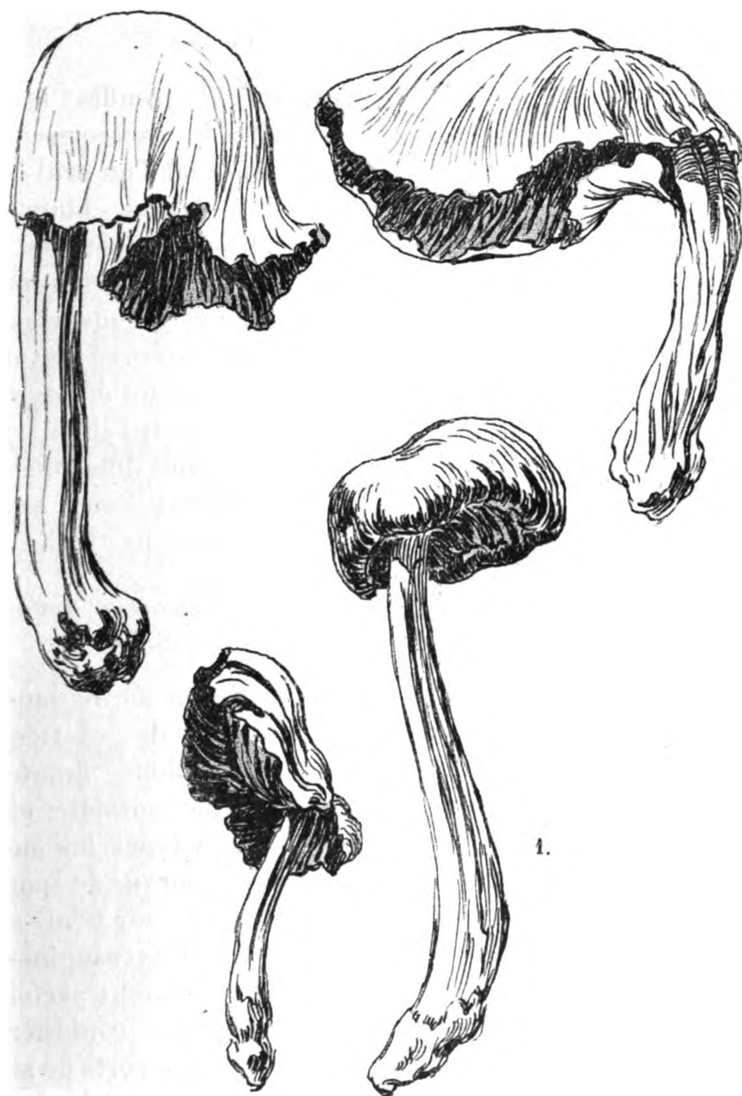


Fig. XXIX.
Types souterrains de *Collybia platyphilla* Pers.; 1, montre la forme la plus voisine du type.

Les types des grandes profondeurs sont stériles, contrairement à ceux des galeries supérieures chez lesquels subsiste la

faculté sporogène parfois même exagérée. Mais toutes les formes arborescentes sont stériles et jamais conidiennes.

Collybia platyphylla Fr.

Échantillons à stipes très allongés (fig. XXIX) renflés ; le chapeau est souvent excentrique par suite de l'accroissement anormal d'un seul côté. Les lames blanches, plissées, présentent des cystides démesurément allongées couvertes de granulations d'oxalate de calcium et les spores, lorsqu'elles existent, sont déformées et prennent un aspect boudiné (fig. XXX).

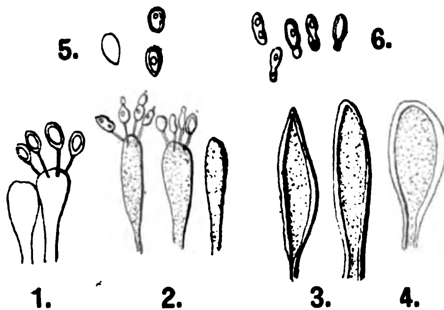


Fig. XXX.
Collybia platyphylla Pers. 1, basides normales, d'après Patouillard (Tabulae analy. etc.). Gr. 500 diam. ; 2, basides des échantillons souterrains 500 diam. ; 4, poil pris au centre d'un chapeau normal d'après Patouillard. Gr. 500 diam. ; 3, poil d'un chapeau déformé ; 5, spores normales d'après Patouillard : 6, spores boudinées des échantillons souterrains. Gr. 500 diam.

Crepidotus mollis Schaeff.

Se rencontre dans la plupart des cavités en échantillons montrant tous les termes de passage entre la forme normale et la forme coralloïde complètement stérile. Les types les moins déformés étant précisément ceux qui sont pourvus de spores.

Les échantillons qui peuvent atteindre $0^m,25$ sur $0^m,07$ sont découpés en lanières bifurquées. Ils sont parfois résupinés et deviennent même infundibuliformes. Ils présentent parfois à la surface des petites boules formées d'hyphes conidifères. La déformation extrême est la production d'une sorte de stipe se terminant par une petite masse, le tout affectant la forme d'un clou de maréchal de couleur brun clair (gouffre de Padirac).

Pholiota aegerita Fr.

Chapeau résupiné, pendant de haut en bas et supporté par un pied velu contourné en hélice. Lames souvent anastomosées

à hyménium fertile. Spores peu nombreuses sans sporidioles (fig. XXXI). Cette espèce nous fut remise gracieusement par M. Lutz.

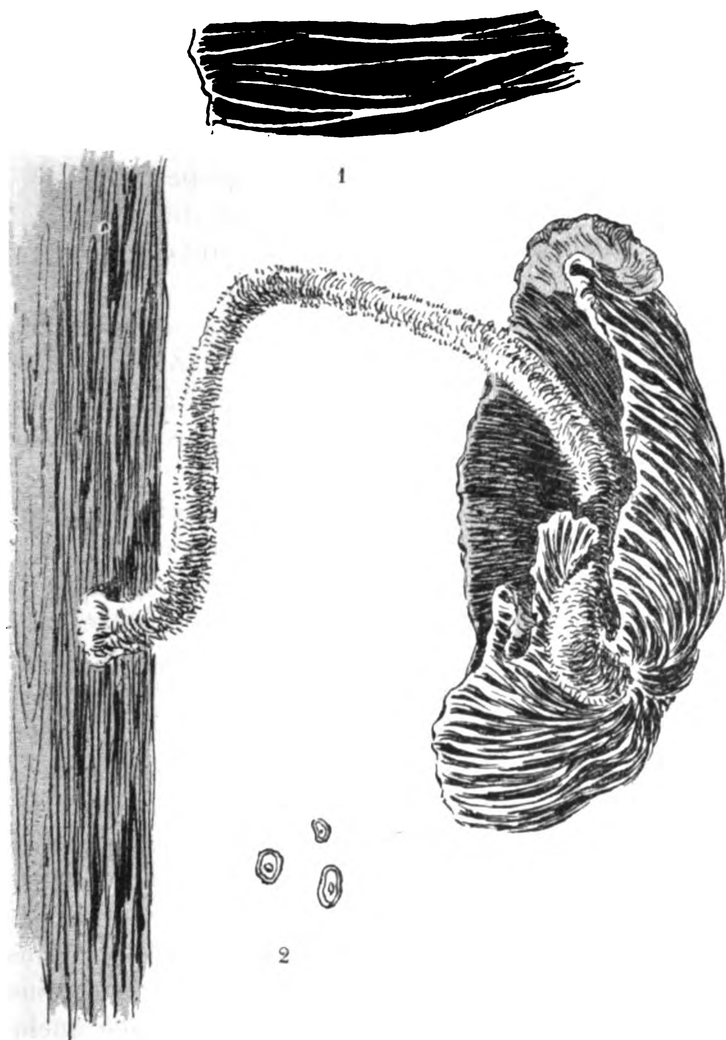


Fig. XXXI.
Pholiota aegerita Fr. 1, lames anastomosées; 2, spores, Gr. 820 diam.

Hypholoma Fr.

Ce genre fournit un grand nombre d'échantillons appartenant aux espèces suivantes : *H. fasciculare* Hudson., *H. sublateritium*

Fr., *H. appendiculatum* Bull., qui toutes présentent des déformations parallèles.

Les chapeaux les plus développés ont souvent un diamètre inférieur au diamètre normal qui est de 0m,03 à 0m,06. La hauteur du stipe qui normalement varie de 0m,04 0m,05 est ici triplée ; de plus, il subit des torsions ou bien se recourbe en girandoles, surtout pour les échantillons pendant de la voûte. Beaucoup sont fasciés, leur stipe aplati a 0m,0015 d'épaisseur sur 0m,005 de large ; le chapeau lui-même peut subir une variation identique : les deux moitiés s'accolant par leurs faces stériles, formant ainsi un croissant couvert de lames de chaque côté.

Nous avons vu fréquemment cette espèce en relation avec un *Rhizomorpha* peu allongé, pelotonné, noir à la base ; il jaunit ensuite et se transforme en une masse granuleuse à éléments de la taille d'un pois, d'où s'élèvent les stipes à hyménophores.

L'influence de la station cavernicole ne produit pas ces seules modifications, car si la couleur jaune du chapeau et du stipe gagne en intensité, le base du stipe ne présente point la teinte orangée habituelle et les lamelles, qui sont blanchâtres, ne jaunissent pas et ne prennent pas à la fin la couleur verdâtre caractéristique. Tout l'individu prend une teinte chocolat.

Les stipes, toujours démesurément allongés, portent des chapeaux de formes variables, tantôt larges (0m,05) à bords irréguliers et dentés (fig. XXXII), à lames rabattues les unes sur les autres, parfois réduites à une ligne un peu saillante. L'hyménium est fertile jusqu'à 100 mètres de profondeur. Ou bien encore les chapeaux sont petits, plats, pourvus seulement d'une légère pointe en leur milieu et de lamelles rudimentaires ou nulles, toujours stériles (fig. XXXII, 5). Quelquefois les chapeaux ont tendance à former à leur surface quelques lames ; hyménium adventif comme celui signalé par F. Ludwig (1). Enfin on peut rencontrer de longs stipes réunis par quatre ou six individus, sortant d'une sorte de masse formant pied commun. Ils sont blancs et se terminent par une pointe

(1) F. Ludwig, *Ueber teratologische, durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtköpfen der Hutpilze* (Bot. Centr.-Bl., XII, 1882, p. 136).

plus ou moins effilée, caractère analogue à celui que nous avons trouvé chez *Lentinus*. Cette forme se rencontre toujours très

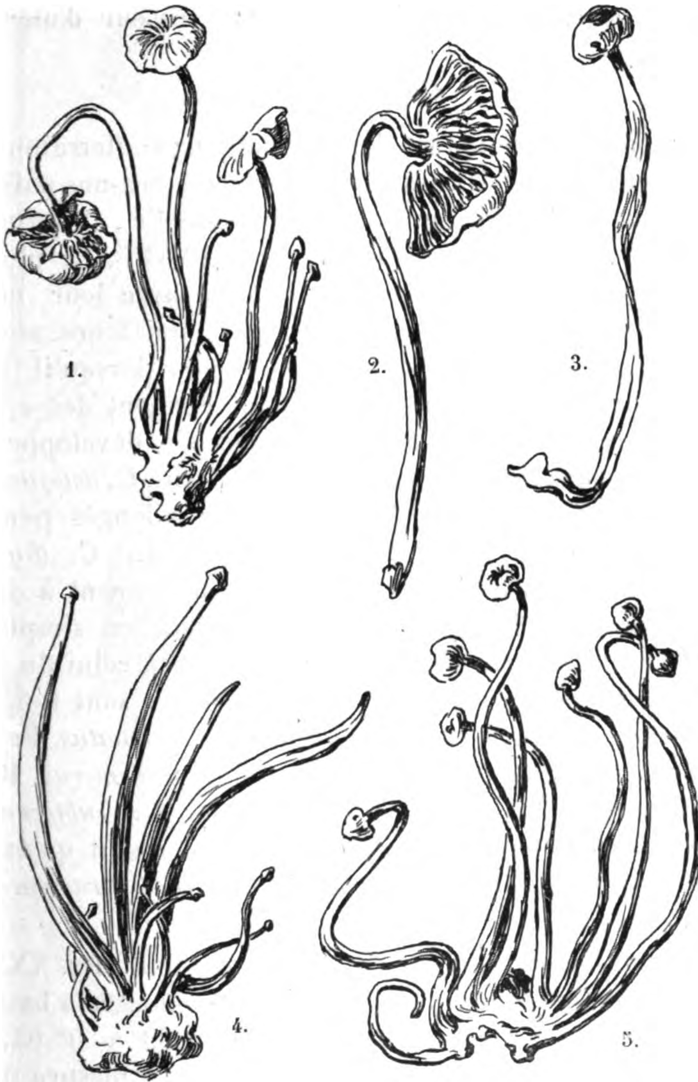


Fig. XXXII.

Formes souterraines de *Hypholoma fasciculare* Huds. 1, tendance à la formation de lames à la surface du chapeau ; 2, échantillon dont les deux moitiés du chapeau sont repliées et soudées ; 3, forme à stipe fascié ; 4, stipes allongés en forme de clous et stériles ; 5, échantillons à chapeaux stériles très réduits : récoltés très profondément, correspondant à la forme *Subpileata* de Gillot.

profondément (Autun, 110 mètres ; Belgique, mines Collard à 300 mètres).

Dans les cavités naturelles très profondes, les stipes filiformes de 1 à 2 centimètres parfois en tire-bouchon, portent des chapeaux souvent en éteignoir de la grosseur d'une tête d'épingle.

Coprinus Fr.

Les *Coprinus* présentent dans les milieux souterrains une forme grêle tout à fait caractéristique. Quelques-uns naissent ici d'une sorte de sclérote (*Coprinus comatus* Fr., *C. atramentarius* Bull., *C. subterraneus* Roum.) (fig. XXXIII). La plupart des *Coprinus* souterrains sont en relation avec leur mycélium ou *Ozonium*, le plus souvent jaune, qui fonce ensuite au moment où il fructifie et devient noir lorsqu'il reste stérile. Les chapeaux qui en résultent donnent des spores qui, tombant sur ce mycélium, peuvent s'y développer en véritables parasites (*Coprinus digitalis* Batsch., *C. deliquescens* Bull., *C. radians* Desm.). Les stipes très allongés peuvent atteindre jusqu'à $0^{m},80$ (*C. micaceus* Bull., *C. digitalis* Batsch.) et peuvent devenir prolifères en donnant à droite et à gauche sur leur parcours une ramification simple ou double terminée par un chapeau analogue à celui du stipe principal (*C. digitalis* Batsch.). Les chapeaux sont toujours très réduits, le plus souvent normaux (*C. comatus* Fr., *C. radians* Desm., *C. micaceus* Bull., *C. nycthemerus* Bull., *C. ephemerus* Fries) ou non épanouis (*C. subterraneus* Roum.). Les lamelles quoique normales ne sont qu'exceptionnellement fertiles (*C. comatus* Fr., *C. atramentarius* Bull.).

La forme souterraine de *C. deliquescens* Bull. (fig. XXXIII) présente un stipe court, plissé longitudinalement à la base, et couvert de poils ; sa hauteur est de $0^{m},03$ à $0^{m},05$. Le chapeau à peine développé est resté conique, il mesure $0^{m},07$ de diamètre et montre des spores à deux sporidioles ; c'est là une variété fixée commune à un grand nombre de cavités.

Mycena Fr.

Les déformations générales sont parallèles à celles des *Coprinus* ; stipes toujours allongés démesurément, portant un

chapeau réduit, tantôt fertile (*Mycena galericulata* Scop.,

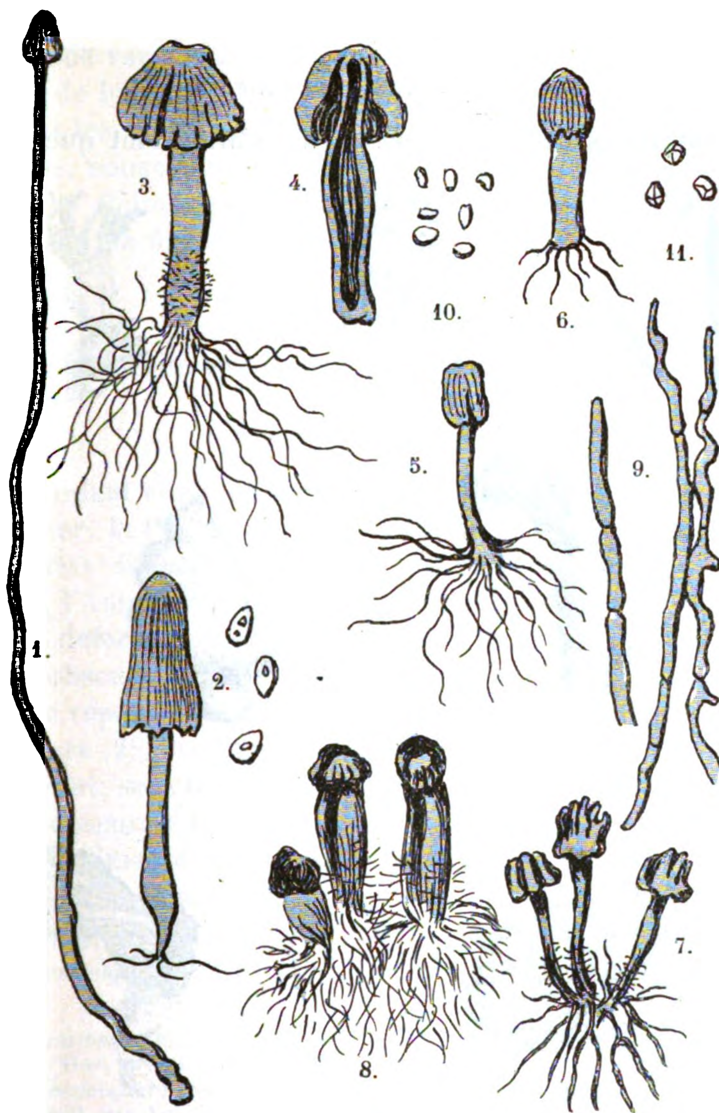


Fig. XXXIII.

1 et 2, Types souterrains de *Coprinus digitalis* Batsch.; 3, *Coprinus digitalis* Batsch. en relation avec son *Ozonium*; 4, coupe longitud. du précédent; 5 et 6, individus jeunes de la même espèce; 7, échantillons de *Coprinus digitalis*, récoltés profondément et à chapeaux déformés; 8, forme cavernicole du *Coprinus deliquescens* Bull.; 9, filaments mycéliens de l'ozonium du *Coprinus digitalis*; 10, spores; 11, cristaux d'oxalate couvrant le chapeau. Gr. 820 diam.

M. vulgaris Bull., *M. filopes* Bull.), tantôt stérile (*Mycena aci-*

cula Schaeff., *M. Hiemalis* Osbeck.). Dans les espèces colorées, la couleur persiste quoiqu'atténuée (*M. acicula* Schaeff.).

Schizophyllum commune Fr.

Échantillons de consistance molle n'atteignant que 0m,02



Fig. XXXIV.
Types souterrains du *Schizophillum commune* Fr.

à 0m,03 dans les avens profonds. M. Gillot (1) a décrit sous le nom de var. *ramosa* un type présentant trois ou quatre divi-

(1) X. Gillot, *Note sur la flore mycologique souterraine des environs d'Autun* (Rev. mycol., 1882, p. 179).

sions en massues dont le sommet renflé s'étale ensuite en une coupe tapissée par l'hyménium. Roumeguère (1) a décrit sous le nom de var. *gigantea* un échantillon analogue ayant atteint 0m,26 de longueur.

Dans les carrières des environs de Paris, et dans les catacombes, nous avons trouvé toutes les formes de passage depuis de petits *Rhizomorpha* jusqu'à la forme *ramosa* Gillot, comme le montre la figure XXXIV.

Pleurotus pleurotoides Fr.

Récolté stérile dans la grotte d'Adelsberg (Autriche).

Pleurotus ostreatus Fr.

Abondant sur tous les substratums possibles. Bien que le Peuplier, le Pin, le Sapin et le Chêne fournissent la plupart des étais des mines, nous l'avons rencontré parfois sur le Hêtre, l'Aulne, plus rarement le Tremble et le Peuplier.

Des déformations nombreuses de cette espèce, provenant de lieux obscurs, ont été décrites et figurées. Ce n'est d'ailleurs qu'une répétition de ce qui s'observe dans la plupart des espèces du genre (2). Viviaud (3), puis M. Cabasse et le Dr Masson (4) décrivent, sous le nom de *Pleurotus cornucopiæ*, une forme des lieux obscurs que Quelet considère comme une variété à chapeau rudimentaire et à stipe allongé, de l'espèce qui nous occupe. Planchon (5) considère comme variétés botrytiques deux formes de ce champignon décrites sous les noms de *Clavaria polymorpha*, Tonclin, *Agaricus convivarum* Del. Phillips (6)

(1) Roumeguère, *Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon* (Rev. mycol., 1882, p. 163).

(2) Roumeguère, *Sur une monstruosité de l'Agaricus* (*Pleurotus*) *conchatus* Bull. (Bull. Soc. bot. Fr., t. XIV, p. 282).

(3) Viviaud-Morel, *Déformations de l'Agaricus ostreatus* (Ann. Soc. bot. de Lyon, 1877, p. 75-78, pl. V).

(4) E. Ferry, *Pleurotus cornucopiæ* Paulet, *Pleurotus cornucopioides* Fries (Rev. mycol., 1894, p. 23, 1 pl.).

(5) J.-E. Planchon, *Notes mycologiques sur l'Agaricus convivarum* Del. *et le Clavaria polymorpha* Tonclin, *formes monstrueuses de l'Ag. Ostreatus* Jacq. (Bull. Soc. bot. de Fr., XXIX, 1882).

(6) W. Phillips, *Monstruosités observées sur des Hyménomycètes* (Rev. mycol., 1884, p. 92).

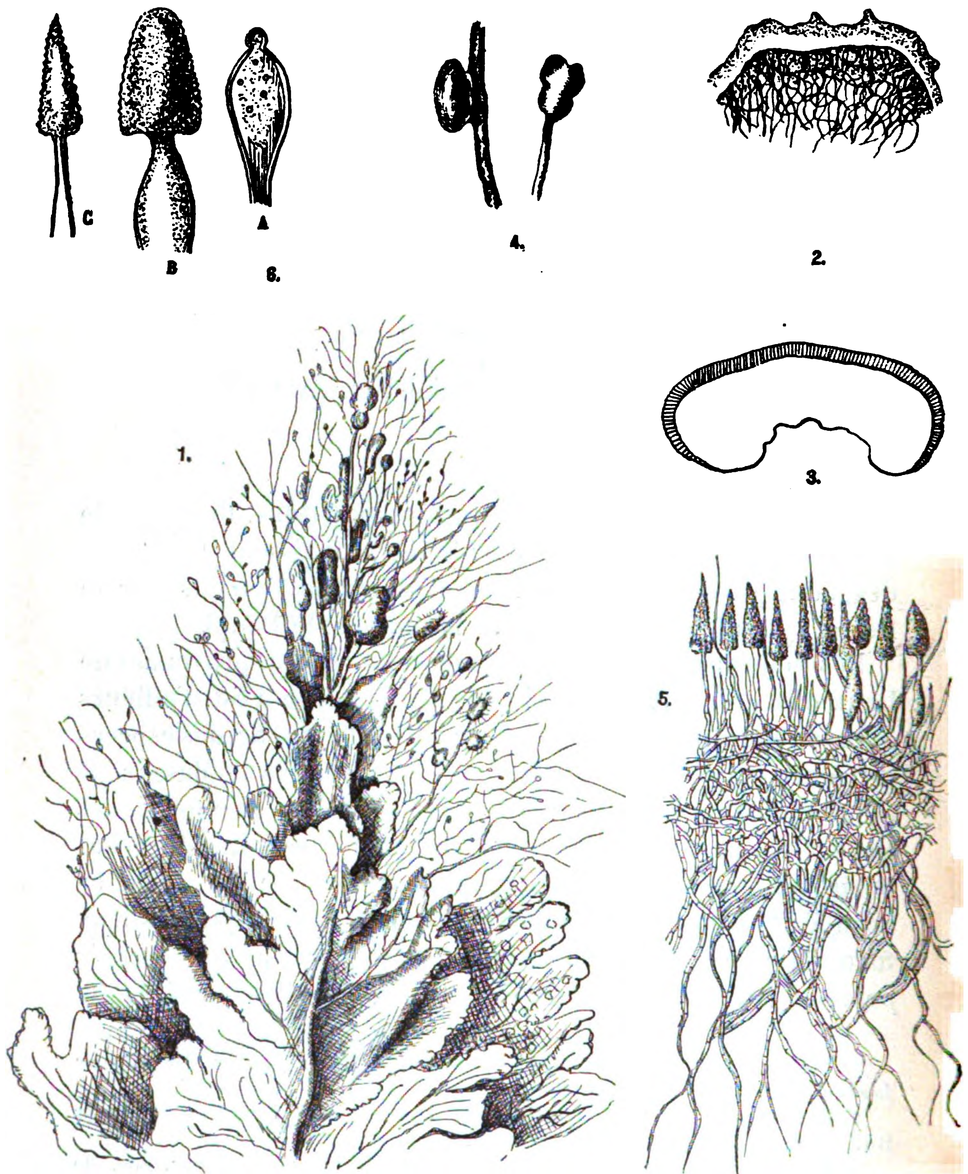


Fig. XXXV.

Pleurotus ostreatus Fr. des mines souterraines. 1, allure générale du champignon, resté à l'état mycélien très condensé ; 2, coupe schématique des plaques crustacées formant la base de l'échantillon figuré en 1 ; 3, coupe schématique d'un renflement des cordons du mycélium figuré en 4, avec leur allure morphologique. Gr. 20 diam. ; 5, coupe transv. d'un renflement montrant un hyménium stérile où les hyphes sont toutes transformées en cystides, couvertes de granules d'oxalate de calcium, Gr. 526 diam. ; 6, cystides *a*, normales, *bc* des types souterrains. Gr. 1000 diam.

indique comme provenant d'un lieu souterrain de Kings Lynn des échantillons dont les stipes sont allongés et dont le chapeau normalement tourné vers le bas présente un hyménium fertile. Les échantillons récoltés par nous dans les mines et les cavernes naturelles, montrent des déformations ultimes. Tantôt dans certaines cavités ils restent à l'état de mycélium filamenteux, cotonneux, épais de $0^m,01$ à $0^m,02$ et pouvant atteindre $0^m,10$. Ces champignons ne tentent jamais de donner un appareil sporifère (mines du Creusot, d'Autun).

D'autres fois ils forment de nombreux filets entre-croisés dans tous les sens et prennent l'aspect de plaques coralliaires. Çà et là on observe de petites boules blanches charnues. La base du champignon est formée de larges plaques foliacées d'un gris sale, présentant des espèces de grosses nervures moniliformes. Ces échantillons aqueux, dressés ou rampants, sont complètement dénués de toute trace de chapeau (fig. XXX).

Aux déformations morphologiques correspondent des variations dans la constitution anatomique. M. Patouillard (1) a signalé des conidies terminales que M. Matruchot (2) ne considère que comme des basides extra-hyméniales à un seul stérigmate et auxquelles il donne le nom de pseudo-conidies.

Patouillard (3) signale cependant des basides terminées par une partie effilée avec sphère, mais tandis que les spores se détachent très facilement, ces petites boules résistent et il les considère comme une partie étirée de la baside. Heckel (4) a trouvé les stades de passage entre cette monstruosité et le terme parfait : il a vu des corps sphériques qui ne se détachent pas de la partie effilée qu'ils surmontent ; il les considère comme de véritables spores déformées. Patouillard au contraire pense qu'on ne doit voir là que des sphères terminales de cystides devenues pileuses et rejetées

(1) N. Patouillard, *Les conidies du Pleurotus ostreatus* Fr. (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 37, 1 pl.). — Id., *Tabulæ analyticæ fungorum*, Paris 1883, in-8°, avril.

(2) Matruchot, *Recherches biologiques sur les Champignons* (*Pleurotus ostreatus*) (Rev. gén. de Bot., 1897, p. 81).

(3) Patouillard, *Sur quelques modes nouveaux ou peu connus de reproduction secondaire chez les Hyménomycètes* (Rev. mycol., X, 1881, p. 11).

(4) Heckel, *Remarque à propos de la note de M. Patouillard sur les conidies du Pleurotus ostreatus* Fr. (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 9).

sur le côté du poil par suite de l'hypertrophie de l'organe.

Boudier (1) attribue les déformations signalées par Patouillard au développement d'un insecte. Quant à Gillot (2), il pense que ces déformations ainsi que les franges pilosiques, l'élongation du stipe, des basides et les villosités du pied ne sont dues qu'à l'absence de lumière et à l'humidité.

§ III. — Résultats généraux de l'étude des Champignons souterrains.

Il est probable que les Champignons hôtes des cavernes sont issus de mycéliums ou de spores venant de la surface du sol et que dans ces stations, où les conditions climatologiques sont tout à fait différentes, ils vivent entièrement déformés et disparaissent après une ou plusieurs générations.

L'étude microscopique a montré une variation beaucoup moins profonde dans les espèces des cavernes ordinaires que dans celles des avens profonds, lesquelles sont toujours petites et déformées. Ainsi le *Mycena vulgaris* Fr., rencontré dans onze avens sur seize, est toujours dépourvu de spores.

Les variations polymorphiques attaquent l'espèce non seulement dans sa forme, mais dans sa fonction de reproduction, nous avons vu que l'action peut aller plus loin et qu'il y a alors disparition de l'appareil hyménial lui-même.

Les déformations produites sur les Champignons souterrains étudiés précédemment sont les suivantes : Allongement du stipe, atténuation de la couleur, réduction et polymorphisme du chapeau, variation dans la formation de l'hyménium, perte de la faculté de produire des spores, disparition de l'appareil sporifère, production de conidies.

Chez toutes les espèces rencontrées nous avons observé une tendance à l'allongement : le pied s'est particulièrement développé par suite de son entière croissance dans une atmosphère humide et calme où la transpiration est pour ainsi dire nulle.

(1) Boudier, *Sur les causes de productions des tubercules pileux des lames de certains Agarics* (Rev. gén. de Bot., 1893, p. 29 ; Rev. mycol., 1894, p. 36).
(2) X. Gillot, *Notes mycologiques* (Rev. mycol., 1884, p. 667).

La station cavernicole tend à diminuer la vivacité de la teinte, surtout chez les espèces jaunes ou rouges.

La coloration plus ou moins intense des granules pigmentaires souvent localisés dans les hyphes épidermiques, peut résulter de l'abaissement de la température. MM. Roumeguère et Gillot (1) considèrent que la sécheresse prolongée jointe à une basse température doit ralentir la formation des granules colorants des *Agaricinées*. Or, dans les cavernes la température n'est que moyenne (11 à 15°) et de plus l'humidité atmosphérique y est constante.

Enfin, nous avons constaté que certaines espèces (*Telephora*, *Agaricus*), blanches au moment de leur récolte, brunissaient rapidement, puis devenaient noires après exposition à la lumière. Ce changement de couleur ne peut-il être attribué à la présence dans les tissus de ces champignons d'une sorte d'oxydase capable de donner naissance au contact de l'air à une couleur particulière. Ces échantillons placés directement dans l'alcool ne changeaient pas de couleur.

Le milieu souterrain est la cause des nombreuses modifications du chapeau qui, contrairement au stipe, subit une grande réduction (*Crepidotus*, *Hypholoma*, *Coprinus*) et se résout parfois en un simple granule (*Lentinus*, *Hypholoma*).

Un phénomène très général chez, les Champignons des souterrains est la transformation coralloïde des différentes parties de l'hyménophore. Cet allongement a lieu aux dépens des bords du chapeau, comme cela a été signalé par Nées et Tsenbeck (2) pour un échantillon javanais qu'ils considèrent comme intermédiaire entre les *Polyporus pleuropodes* et *P. ambounenseum* Fr. et qui semble être simplement une déformation de *P. amboinesse*.

Parfois les Champignons entiers prennent la forme rameuse, ce qui explique que certains auteurs les ont décrits comme de nouvelles espèces. Ainsi Bulliard (3) figure sous le nom de

(1) X. Gillot, *Observations sur la couleur des Champignons* (Rev. mycol., 1882, p. 15).

(2) Nées ab. Tsenbeck, *De Polyporus Pisachapani singulari fungorum javanicorum species*, 1826, 1 pl.

(3) C. Roumeguère, *Note sur le Boletus ramosus* Bull., *récemment trouvé en Belgique* (Rev. mycol., n° 9, 1881, p. 3).

Boletus ramosus une forme dégénérée de *P. imbricatus* Bull. (var. *ramosus* Fr.) qu'il a lui-même décrite.

Cette transformation rameuse a été observée par Van Bambeke (1) et Sorokine (2) chez *Polyporus sulfureus* Bull., et par nous-même chez un grand nombre d'espèces.

Le développement de l'hyménium et sa constitution sont en rapport avec les variations morphologiques. Il se développe sur une partie quelconque de l'hyménophore. Nous avons, en effet, rencontré des *Polyporus*, présentant des tubes sur le stipe, et des *Crepidotus* pourvus de lames à la base. Chez la plupart des espèces souterraines les lames ou les tubes se développent à la face supérieure où ils sont le siège de grandes déformations.

Les lames qui demeurent normales ou s'anastomosent (*Pholiota*) subissent toujours une grande réduction ; quelques-unes seulement arrivent à maturité tandis que les autres restent non différenciées (*Schizophyllum*, *Crepidotus*) ; parfois elles s'allongent d'abord, se bifurquent ensuite, perdent leur hyménium, c'est un véritable retour à la vie végétative (*Schizophyllum*, *Hypholoma*, *Lenzites*). Quelquefois enfin les bords du chapeau se relevant à l'intérieur, celui-ci devient infundibuliforme et les lames se développent à l'intérieur de l'entonnoir ainsi formé (*Crepidotus*, *Lentinus*).

Des transformations analogues ont lieu chez les Porées ; ici les tubes peuvent s'isoler, s'allonger, se fermer et l'hyménium s'étaler à leur surface. On se trouve alors en présence de types intermédiaires entre les *Polyporées* et les *Hydnées*.

Dans certains cas les filaments de la couche hyméniale s'allongent, les cystides sont alors entraînées et greffées latéralement (*Lenzites*). Dans d'autres espèces tous les éléments s'allongent et repassent à l'état de vie végétative. Ce fait n'est pas spécial à la station souterraine car S. Hartig l'a observé sur les espèces superficielles suivantes : *Agaricus melleus*, *Agaricus tenerrinus* Berk., *Merulius lacrymans* Wulf.

A mesure que les espèces se dégradent, l'hyménium et le

(1) Van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* Bull. (Bull. Soc. mycol. de Fr., t. XVIII, 1902, p. 54).

(2) Sorokine, *Matériaux pour la flore cryptogamique de l'Asie centrale* (Rev. mycol., 1890, p. 51, 1 pl.).

revêtement épidermique s'unifient, il peut arriver alors aux basides d'émerger sur l'une ou l'autre face, parfois même sur les deux (1). Chez les espèces fixées latéralement, la formation hyméniale surnuméraire provient du développement continu de l'hyménium normal passant en surface (2) (*Polyporus*, *Lenzites*, *Crepidotus*).

Nous avons en effet trouvé fréquemment des tubes à la face supérieure et inférieure de quelques *Polyporus*, mais jamais, comme l'a signalé Patouillard, de basides libres à la surface du chapeau (3).

Tous les faits précédemment énoncés confirment l'opinion de Patouillard (4), pour qui toutes les hyphes d'un champignon ont une valeur égale : les modifications qu'elles subissent se produisant sous l'action des agents extérieurs, en vue d'assurer la complète évolution de quelques-unes d'entre elles destinées à perpétuer l'espèce.

Enfin il est des cas où la surface sporifère ne présente que des cystides fortement allongées, couvertes parfois d'oxalate de calcium et présentant dans l'ensemble une grande analogie avec la cuticule du chapeau (*Pleurotus*), fait qui confirme l'opinion de Fayod (5) : « La cuticule de certains champignons est développée comme un hyménium stérile dans lequel on reconnaît les éléments qui correspondent les uns aux basides, les autres aux cystides ».

Des courbures s'observent sur les stipes allongés, atteignant parfois pour *Coprinus micaceus* Fr. ou *C. digitalis* Batsch. jusqu'à $0^{m},22$ de longueur. Elles ne s'observent que sur les échantillons suspendus à des voûtes. Dans ces conditions le chapeau se dirige vers le sol. Mais lorsqu'il approche de son

(1) Ed. Heckel, *De la formation de deux hyméniums fertiles sur l'une et l'autre face du chapeau dans un Polyporus applanatus* Wollr. (Rev. mycol., X, 1888, p. 5).

(2) P. Vuillemin, *Remarques sur la production des hyméniums adventices* (Bull. Soc. mycol. de Fr., I, VII, 1891, fasc. 1).

(3) N. Patouillard, *Note sur la présence des basides à la surface du chapeau des Polypores* (Bull. Soc. mycol. de Fr., vol. V, 1889).

(4) N. Patouillard, *Sur la localisation de l'hyménium* (Rev. mycol., 1883, p. 1).

(5) In de Seynes, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle et à la flore des Champignons du Congo français*. Paris, Masson, 1897.

épanouissement le pied se redresse peu à peu et en se recourbant place le chapeau dans une situation telle, que le sommet organique est dirigé vers la voûte et les lames regardent le sol. On rencontre ainsi des touffes d'*Agaricus*, d'*Hypholoma* et de *Coprinus*, formant de gracieuses girandoles par suite de la courbure du pied.

L'allongement des stipes semble plutôt dû à l'expansion des cellules qu'à leur multiplication. Ayant comparé des coupes longitudinales de pieds de plusieurs espèces, notamment d'*Hypholoma fasciculare* Huds., cavernicoles à d'autres pratiquées sur des échantillons normaux et de même taille, nous avons constaté que les cellules ou hyphes centrales des échantillons souterrains étaient à peine modifiées, tandis que celles de la périphérie, moins nombreuses que dans les échantillons normaux, renfermaient une masse protoplasmique vacuolaire et étaient considérablement allongées.

La résistance du stipe est si faible, que les courants d'air peuvent en changer la direction. Dans les catacombes de Paris, nous avons vu des Coprins antérieurement dirigés dans un sens, changer d'orientation avec le sens des courants d'air. Toute action de phototropisme devant être écartée.

Contrairement à ce qui se passe chez les Cryptogames, quelques stipes présentent le phénomène de la fasciation observée si souvent chez les Phanérogames ; d'autres deviennent spiralés. Le chapeau lui-même peut subir aussi une déformation analogue ; ainsi nous avons observé chez *Hypholoma fasciculare* Huds. que les deux moitiés du chapeau se relèvent et s'accolent, comme les ailes d'un papillon au repos. Ces déformations sont dues à des causes mécaniques, liées à la nature du sol : la plupart des types fasciés s'étant développés dans des caillasses ou des sables au sein desquels ils ont été gênés et comprimés au cours de leur développement

Dans quelques espèces, les spores parfaitement normales existent en telle quantité qu'elles laissent déposer sur le papier l'élégant dessin du chapeau (*Polyporus*). Peut-être faut-il chercher la cause du phénomène, en dehors de l'action de la lumière, dans certaines conditions particulières de milieu : aération, humidité, chaleur, etc.

Les formes cavernicoles sont généralement stériles, notamment celles qui proviennent d'avens profonds.

Néanmoins les trois espèces suivantes, quoique essentiellement cavernicoles, ont été rencontrées pourvues de spores :

Mycena vulgaris Bull.
Se rapportant à la variété *A* de Bull.
Peziza scutellata L. Décolorée.

Hypholoma fasciculare Huds.
Dans quelques cavités seulement.

Il semble que l'obscurité totale soit pour beaucoup dans la disparition de la faculté sporifère. Mais dans les espèces où les spores sont normalement développées à l'abri du jour comme dans les Ascomycètes à stroma, cette faculté est conservée.

Xylaria arbuscula Sacc.
— *polymorpha* Auch.

Geoglossum sp. !

Quelques formes montrent une réduction, mais seulement dans le nombre de spores formées ; ces dernières pouvant parfois se déformer, s'allonger et devenir boudinées (*Collybia platyphylla* Pers.). Mais il n'existe aucun rapport entre la perte des spores et le degré de déformation des échantillons ; quelques-uns très dégénérés, étaient encore fertiles (*Crepidotus*, *Polyporus*).

Les spores étaient-elles douées de propriétés germinatives ? Malgré tous nos efforts, nous n'avons pu les faire germer. Mais des expériences négatives, en pareille matière, ne permettent pas de conclure, il n'existe que peu d'exemples de culture de Champignons hyménomycètes en partant de la spore (1).

Les basides peuvent persister dans quelques espèces, mais dans ce cas elles restent le plus souvent sans produire de spores.

Les basides peuvent également se déformer, se contourner irrégulièrement, ou devenir filiformes et produire encore des stérigmates. Enfin elles peuvent s'allonger démesurément et donner brusquement naissance à une spore terminale unique sans production de stérigmate. Dans un milieu très humide

(1) Costantin, *Étude sur la culture des Basidiomycètes* (Rev. gén. de Bot., 1896, III, p. 489-511). — J. Matruchot, *Recherches biologiques sur les Champignons* (Rev. gén. de Bot., t. X, 1897, p. 81-102, 3 fig.).

cette spore germe et donne un filament qui morphologiquement peut représenter un stérigmate unique ou être considéré comme la manifestation d'un retour à la vie végétative... Nous avons pu en effet saisir tous les termes de passage depuis la baside normale jusqu'à cette dernière transformation.

Quelques auteurs : Tulasne (1), Patouillard (2), Richon (3), de Seynes (4) ont signalé la présence chez quelques espèces de filaments conidiens entre les basides (*Hydnum coralloïdes* Scop., *Corticium amorphum*, *Trametes; Aleurodiscus amorphus* Pers., *Hydnum erinaceus* Bull.).

Ici les espèces asporogènes produisent fréquemment des conidies se développant sur le mycélium, le chapeau ou les lames. Elles varient suivant les espèces : tantôt ce sont des conidies exogènes terminales ou en bouquets (*Polyporus annosus* Fries.), tantôt au contraire elles sont endogènes comme celles que Van Bambeke a observées (5) ainsi que de Seynes dans la trame du *Polyporus sulfureus* Bull.

Chez les *Polyporus*, les tubes renferment fréquemment des conidies. Ces conidies, analogues à celles qui ont été signalées par Patouillard (6), ou bien se développent sur des conidiophores spéciaux libres ou greffés sur des échantillons normaux ; ce sont alors de véritables *Ceryomyces* ou *Ptychogaster*, formes conidiales des *Polyporus* signalés par quelques auteurs (7) et identifiés par de Seynes (8).

(1) Tulasne, *Observations sur l'organisation des Trémellinées* (Ann. des Sc. nat., 1867, 3e série, t. XIX, p. 193).

(2) N. Patouillard, *Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie.* Impr. Nation., Paris, 1897.

(3) Richon, *Note sur le Corticium amorphum* (Bull. Soc. bot., 1877, t. XXIV, p. 148).

(4) De Seynes, *Conidies de l'Hydnum coralloides* Scop. (Bull. Soc. myc. de Fr., 1891, p. 77).

(5) Ch. van Bambeke, *Sur un exemplaire monstrueux de Polyporus sulfureus* Fries (Bull. Soc. mycol. de Fr., 1902, t. XVIII, 1er fasc., p. 54).

(6) N. Patouillard, *Quelques observations sur l'hyménium des Basidiomycètes* (Rev. mycol., 1883, p. 167).

(7) N. Patouillard, *Contribution à l'étude des formes conidiales des Hyménomycètes* (*Ptychogaster aurantiacus*) (Rev. mycol., 1885, p. 28). — Id., *Ptychogaster lycoperdon* (Journ. de Bot., n° 8, 1887, p. 113).

E. Boudier, *Description de deux nouvelles espèces de Ptychogaster* (Journ. de Bot., n° 1, février 1887). — Id., *Note sur une forme conidifère du Polyporus biennis* Bull. (Soc. bot. de Fr.. 1888, 1 pl.)

(8) De Seynes, *Un Ptychogaster du Congo* (Rev. mycol., 1894, p. 59, 1 pl.). —

L'obscurité jointe à la température peu élevée et l'humidité constante sont les causes de ces déformations et Brefeld (1) a démontré qu'à l'obscurité le chapeau et les organes reproducteurs de certaines espèces restent à l'état stérile et rudimentaire. *Coprinus stercorarius* Fr., *C. plicatilis* Fr., *C. ephemerus* Bull., d'autres espèces *C. niveus* Pers., *C. nycthemerus* Fr., restent stériles.

L'humidité allonge les hyphes et les rend stériles. Cependant la plupart des Ascomycètes sont restés fertiles, soit parce que l'humidité leur était indifférente, soit parce qu'elles étaient protégées par un stroma.

Ce n'est donc pas à l'obscurité seule, mais à l'ensemble des conditions de milieu constituant la station cavernicole que doivent être attribuées les anomalies étudiées ici.

Au point de vue philosophique, tous ces écarts ne constituent pas une infraction aux lois générales et nous leur appliquerons ce que disait Montaigne dans ses Essais : « Nous appelons contre nature, ce qui advient contre coutume ; rien n'est que selon elle ».

Id., *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs*. II, *Polypores*. Paris, 1888.

(1) Ledner, *Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons* (Thèse Genève, 1897).

TROISIÈME PARTIE

ORIGINE DE LA FLORE DES CAVERNES

L'origine de la flore des cavernes peut être proxime ou éloignée. Le premier cas est de beaucoup le plus fréquent ; tandis que le second ne se trouve réalisé que dans des circonstances assez rares, et cela va de soi, les chances de développement pour les germes transportés à de grandes distances, et tombant souvent au dehors des conditions optima, étant relativement moins nombreuses.

Ce sont les plantes du voisinage immédiat, qui, en grande majorité, pénètrent dans les cavernes, et encore faut-il pour cela que les conditions de développement qu'elles requièrent ne soient pas trop en contradiction avec celles que présentent ces cavités. Ainsi, les espèces submergées, comme certaines mousses, pour lesquelles l'optimum de l'intensité lumineuse pour la fonction chlorophyllienne correspond à l'insolation complète, ne s'aventurent jamais bien loin, et aussitôt que la lumière commence à diminuer, elles cessent de se développer.

Les espèces xérophiles, exigeantes aussi sous le rapport de l'intensité lumineuse, adaptées à une station sèche, ne pénètrent que dans les portions sèches des cavernes, et encore peu profondément. La véritable population cavernicole est constituée surtout par les espèces peu exigeantes et ubiquistes, ou bien par les espèces ombrophiles de différentes régions : région subalpine, région méditerranéenne, région sylvatique (zone inférieure et moyenne) qui trouvent déjà, dans les stations ombragées et fraîches des environs, des conditions favorables à leur développement.

A côté des espèces ubiquistes, il s'en trouvé d'autres spéciales

à chaque région. Ce fait est dû à ce que la population souterraine est toujours sous la dépendance étroite de la flore extérieure qui lui fournit des germes plus ou moins renouvelés qui sont l'origine des individus cavernicoles.

Les germes des espèces sont amenés le plus souvent par le vent, ou par les fragments de bois portant en eux les germes des espèces se développant ensuite en parasite.

Les chauves-souris sont aussi les grands pourvoyeurs des cavités, par leurs excréments, qui contiennent des spores de Champignons, de Mousses et même des graines de végétaux supérieurs.

Les cavités visitées par de nombreux touristes attirés par leur pittoresque, ainsi que les mines sont sans contredit les plus riches en végétaux, notamment en champignons, soit que les spores aient été introduites par les pieds des visiteurs, soit qu'elles aient été apportées avec les bois d'étayage.

D'après un grand nombre de constatations, c'est pendant les mois d'Octobre, Novembre et Décembre, que la végétation atteint son maximum d'intensité dans les grottes à cours d'eau souterrains. Aux autres époques, l'eau en augmentant lave les parois et rend impossible le développemeet de tout végétal. Plusieurs espèces rencontrées ne se trouvent pas à la surface des causses environnants. Il ne serait pas invraisemblable d'admettre le transport par les eaux souterraines, des germes restant sur le sol au moment du retrait des eaux aux périodes de sécheresses. L'examen microscopique des eaux souterraines a montré fréquemment la présence de spores.

Les plantes des cavernes ne sont donc que des espèces de la surface modifiées par leur vie à l'obscurité. Il n'existe aucune espèce souterraine qui n'ait à la surface un type analogue dont elle ne diffère que par une altération de la couleur et son allure générale; et encore si la morphologie de la plante est modifiée, du moins trouve-t-on depuis la surface tous les termes de passages, de la forme normale à la forme cavernicole. C'est ce que nous avons très souvent observé pour les Mousses et les champignons : *Polyporus*, etc.

Dans les gouffres à large ouverture, les végétaux pénètrent partout, il en est du moins ainsi pour les espèces particulière aux-

quelles l'humidité est favorable. Dans les fonds ces échantillons sont de plus en plus modifiés. Ces déformations sont plus indépendantes de la place où elles s'accomplissent, que de l'époque depuis laquelle les espèces sont enfouies, le temps étant le principal agent transformateur.

Ces diverses espèces peuvent présenter des formes d'adaptation excessivement marquées, et elles arrivent quelquefois à différer tellement du type qu'on ne pourrait les y rattacher avec sécurité si l'on n'avait pour le faire une série d'intermédiaires. C'est pour les Champignons seulement que nous avons trouvé des types spécifiques propres aux cavernes. Sous ce rapport, les végétaux se montrent moins favorisés que certains groupes d'animaux, qui se sont adaptés et modifiés assez profondément pour donner de nombreuses espèces particulières étudiées par notre ami et collaborateur M. Viré.

La rareté des types spécifiques propres s'explique par la nécessité où sont la plupart des plantes des cavernes de ne pas quitter les stations éclairées. Si on peut trouver des représentants de différents groupes dans des endroits presque obscurs, on ne trouve à l'obscurité absolue, que des Algues et des Champignons.

Pour les Mousses lorsque la lumière atteint un certain degré d'atténuation, variable d'ailleurs avec chaque espèce, les spores venues de l'extérieur peuvent se développer en gamétophyte (Protonéma et tige feuillée) ; mais la plante, dans ces conditions défavorables, ne va pas jusqu'à former des gamètes ou, si elle en forme, la fécondation n'arrive pas à produire de sporophyte (Sporogone). Le cycle évolutif est forcément interrompu.

Pour la plupart des classes considérées l'individu persiste pendant un certain temps à l'endroit où il s'est développé, il peut s'y multiplier par voie végétative, conservant les modifications qu'il a acquises. Mais l'hérédité n'étant pas possible (exception qui semble cependant exister pour quelques rares Champignons), la fixation des caractères acquis n'est pas durable. L'individu disparu peut être remplacé par d'autres de même espèce provenant de germes extérieurs, mais ceux-ci ont à recommencer toute la gamme des variations.

Un certain nombre d'espèces (Mousses, Lichens, Hépatiques, Phanérogames) fructifient cependant, mais c'est dans le cas où les modifications sont le moins intenses et le moins appréciables. Il n'y a pas alors acquisition de caractères morphologiques nouveaux comme ceux des individus franchement cavernicoles.

La flore souterraine actuelle est donc un mélange de races soit normales, soit en voie de modification, soit même complètement modifiées. Ces races, dont les caractères sont parfois fixés, sont produites par les influences extérieures particulières au milieu, se survivent seulement par multiplication.

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS

Le milieu biologique des cavernes ne diffère essentiellement de la surface du sol, que par l'absence de lumière et l'état hygrométrique de l'air qui est à peu près saturé de vapeurs d'eau.

Ces différences biologiques entraînent chez les êtres souterrains de très grands changements, auxquels ne résistent qu'un petit nombre de végétaux. La flore souterraine est donc restreinte. Elle l'est d'autant plus que l'on s'éloigne davantage des conditions normales de la surface. Il est intéressant de remarquer que l'ordre de décroissance de la flore, à partir de la surface du sol, est précisément identique à l'ordre de classification de la série végétale. Ce sont d'abord les Phanérogames qui disparaissent, les Cryptogames vasculaires ensuite, puis les Muscinées ; seuls les Thallophytes : Champignons et quelques Algues (*Protococcus*, *Nostocs*), se développent à l'obscurité totale.

Toutes les plantes subissent un allongement dû plutôt à l'extension des cellules qu'à leur multiplication. De là l'origine des bifurcations rencontrées chez les Fougères, les Muscinées et même chez les Champignons.

La flore Phanérogamique des gouffres comprend un petit nombre d'espèces diminuant à mesure qu'on pénètre plus profondément. Au delà de 50 mètres de profondeur on ne rencontre plus qu'*une quinzaine d'espèces communes, toujours les mêmes, quelles que soient les régions considérées.*

Ces espèces éprouvent des variations morphologiques dues à l'étiolement : élongation des tiges, des feuilles et des pétioles; espacement des feuilles sur la tige, celles-ci devenant fréquemment minces et panachées (*Rubus*, *Sambucus*), présentant une réduction et une oblitération des dentelures du limbe;

diminution du nombre des fleurs souvent décolorées, dont quelques-unes seulement donnent des fruits.

Les grains de chlorophylle devenus rares se rencontrent également dispersés dans les parenchymes des tiges, les épidermes et les poils.

Les variations anatomiques produites sont intermédiaires entre celles des espèces aquatiques et celles des végétaux arctiques. On constate une réduction des poils tecteurs, les poils sécréteurs s'allongent, contrairement aux organes internes de même nature qui restent invariables (Laticifères). Signalons cependant l'augmentation des cristaux d'oxalate de calcium et l'accroissement en nombre et en dimensions des cellules et canaux à tannin. On constate également le développement des tissus de soutien cellulosiques qui compense la diminution des éléments sclérifiés ; la localisation par plages des tubes criblés et la transformation collenchymateuse et parfois gommeuse des parenchymes libériens. Le bois est réduit, il en est de même du tissu palissadique des feuilles. Les parenchymes formés de cellules à parois fortement invaginées, présentent de grandes lacunes parfois considérables et de situation constante pour une espèce considérée.

Contrairement aux Phanérogames, les Cryptogames très nombreuses forment le fond de la végétation des gouffres et cavernes.

Les Fougères peu nombreuses restent sporifères, leurs frondes présentent souvent des bifurcations dues aux traumatismes, suivies de l'allongement rapide et exagéré des fragments ainsi séparés. Nous avons de ce fait ramené à l'état de simple forme causée par l'action de milieu la variété *Dedalea* Doll., du *Scolopendrium officinale* Sm.

Les Muscinées présentent, comme nous l'avons vu, un grand nombre de formes dues aux conditions de milieu et qui se rencontrent dans les cavités très éloignées, pourvu que les conditions soient semblables. Nos expériences ont montré que ces variations sont dues plutôt à l'humidité des gouffres qu'à l'obscurité partielle : les deux causes se réunissant ici pour produire les mêmes effets : diminution de la chlorophylle,

espacement des feuilles sur la tige, allongement des feuilles et élargissement de leur nervure, réduction ou oblitération des dents, des poils terminaux et des marges. Le sporogone n'apparaît que rarement et dans ce cas n'arrive pas à maturité. Nous avons constaté le développement des appareils de multiplication : propagules, rhizoïdes, protonemas, et étudié une nouvelle forme de propagule partant des feuilles et des types particuliers de rhizoïdes protonémiques (*Amblystegium leptophyllum* Schim., *Barbula* sp !).

Les individus développés aux endroits obscurs sont en touffes maigres, souvent mêlés à des formes mycéliennes qui rappellent certaines symbioses lichénoïdes.

Les *Algues* appartiennent à des espèces inférieures pauvres en chlorophylle, dont quelques-unes vivent à l'obscurité totale, alors que quelques autres (*Diatomées*) sont déjà très déformées au fond des gouffres et ne se rencontrent jamais dans les eaux souterraines.

Le nombre restreint des Lichens est dû plutôt à l'excès d'humidité qu'à l'obscurité puisque dans les grottes sèches (Yonne, Italie) nous en avons rencontré à l'obscurité partielle et totale, tandis que les gouffres éclairés mais humides en sont à peu près dépourvus. Les échantillons récoltés sont pauvres en gonidies, manquent de spores, avec persistance ou non des thèques ; la plupart étaient sorédiés ou pourvus de spermogonies.

Quant à la flore mycologique, très restreinte à l'obscurité totale, elle est en rapport direct avec la profondeur et l'humidité. A mesure que l'on descend plus profondément dans les galeries humides la déformation augmente, les hyménophores deviennent coralloïdes, leur couleur s'atténue. Les surfaces hyménifères s'altèrent et deviennent stériles et l'on finit par ne plus trouver que des mycéliums byssoïdes. Dans les cavités profondes on ne trouve guère de champignons reconnaissables à une profondeur dépassant 50 mètres. Mais, au voisinage des cheminées d'aération (cheminées ou avens, fissures pour les cavernes, puits d'aérage pour les mines ou carrières) on observe des formes de *Stereum hirsutum* Willd., *Polyporus versicolor* L.,

P. velutinus Fr., *P. sulfureus* Bull., jusqu'à 300 mètres et plus de profondeur.

La nature du substratum ligneux semble indifférente aux espèces souterraines. Elles se développent sur toute espèce de bois (chêne, hêtre, charme, sapin, bouleau, etc.), sur l'humus et même sur les concrétions stalagmitiques humides.

Un grand nombre d'espèces donnent naissance à des mycéliums condensés, et la forme qu'affectent ces derniers semble être toujours la même pour un genre donné. C'est ainsi que l'on observe la forme *Rhizomorpha* chez *Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L., *Stereum hirsutum* Willd., *Schizophyllum commune* Fr. qui peuvent également donner des formes sclérotiques. La forme *Ozonium* a été rencontrée chez la plupart des Coprins. Quoi qu'il en soit, ces formes n'offrent aucun caractère spécifique permettant de déterminer l'espèce correspondante.

Pour quelques-unes de ces espèces (*Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L.) nous avons pu observer à tous les stades, le passage du mycélium à la forme *Rhizomorpha* pour arriver à la production d'un hyménophore.

L'hyménium se développe sur un point quelconque de l'hyménophore, sur les lames le plus souvent tournées vers le ciel, sur le chapeau, le pied, dans des tubes (*Polyporus*) dont il peut sortir pour se développer en surface sur le parenchyme séparant ces derniers. Enfin dans des tubes isolés (*Polyporus*), ou à leur surface, ce dernier cas constituant une sorte de terme de passage des *Polyporées* aux *Hydnées*.

Très rarement l'hyménium demeure fertile, mais il peut subsister sans présenter d'organes sporifères.

Il est intéressant de constater qu'un grand nombre d'espèces tant Ascomycètes (*Hypocrea*, *Verticillium*) que Basidiomycètes (*Crepidotus mollis* Scheff., *Polyporus sulfureus* Bull., *P. versicolor* L., *P. velutinus* Fr., *P. rheades* Pers., *Trametes gibbosa* Pers.) produisent des conidies soit sur leur mycélium, soit sur différentes parties de l'hyménophore. Ces conidies peuvent résulter de la transformation totale de la baside en

conidie allongée, et sur une même espèce on peut trouver tous les termes de passage de la baside normale à la forme conidienne et au poil stérile.

Les filaments de la trame peuvent donner aussi directement des conidies soit isolées, soit portées par des ramifications en arbuscules ou dans l'intérieur de filaments terminaux (conidies endocellulaires); elles peuvent encore être développées sur des lames (*Lenzites*) dans l'intérieur de tubes (*Polyporus*) à la surface du chapeau (*Polyporus sulfureus* Bull., et *P. annosus* Fr.) ou sur des réceptacles particuliers appelés *Ptychogasters* (*Ceriomyces terrestris* Schulz.), *P. versicolor* L., *P. sulfureus* Bull.).

Enfin nous avons trouvé réunis dans l'hyménium d'un même tube (*Trametes gibbosa* Pers.) des basides transformées en conidies et d'autres ayant donné des spores.

Enfin dans les milieux fortement chargés de vapeur d'eau, basides et conidies peuvent faire retour à la vie végétative et se transformer en filaments stériles.

En résumé, si l'on considère l'action du milieu dans l'effet produit sur l'ensemble des organes d'un champignon déterminé, on constate les modifications suivantes :

1° Allongement du stipe.
2° Altération de la couleur.
3° Déformation de l'hyménophore.
4° Disparition de la faculté sporifère.
5° Disparition de l'appareil sporifère.
6° Production de conidies.

De l'ensemble de ces conclusions il résulte que l'obscurité continuelle, la température basse et variable, mais surtout l'état hygrométrique de l'air sont, ainsi que la pauvreté du substratum en matière nutritive, les principaux facteurs biologiques auxquels on peut attribuer les polymorphismes. Citons notamment l'altération ou la perte de la faculté sporifère rencontrée chez tous les Cryptogames cellulaires. Les organes de reproduction (spores) s'y trouvent remplacés par ceux de multiplication (*Lichens* : sorédies, spermogonies; *Muscinées* : propagules, protonema, rhizoïdes protonémiques; *Champignons* : conidies).

Le tableau suivant montre quelles sont les variations subies sous l'influence du milieu souterrain dans toute la série végétale.

Allongement général.

- Modifications de l'appareil végétatif. Présence de rares fleurs .... *Phanérogames.*
- Pas de modification de l'appareil sporifère .... *Fougères.*
- **Tendance à la bifurcation.** — Modification de l'appareil sporifère.
  - Disparition ou arrêt de développement du sporogone. Reproduction par propagules, protonema, Rhizoïdes ..... *Muscinées.*
  - Thalle stérile .... *Algues.*
  - Thèques vides, ou thalles ne présentant que sorédies ou spermogonies .. *Lichens.*
  - Hyménium subsistant. *Champignons.*
    - Stérile.
    - Pourvu de conidies.
    - Transformation des basides en conidies.
  - Absence d'hyménium. *Champignons.*
    - Nul. Hyménophore pourvu de filaments conidifères.
    - Hyménophore complètement stérile.
    - Type réduit à un mycélium plus ou moins condensé.
      - Stérile ou Conidifère.

BIBLIOGRAPHIE

L. J. B. Albertini, L. D. de Schweiniz, Conspectus Fungorum in Lusatiæ superioris agro-nikiensi crecentiam. Lep., 1805.

Anthouard, Compte rendu de la récolte de *Scolopendrium* anormal à l'aven de Sauve (Gard). *Bull. de la Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nîmes*, 1903, p. XXXI.

D'Arbaumont, Simple note sur la production de la chlorophylle à l'obscurité. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 12 mars 1880, p. 89.

Artari, Ueber die Entwicklung der grünen Algen mit Ausschluss der Bedingungen der Kohlensaüre-Assimilation. *Bull. de la Soc. imp. des Sc. nat. de Moscou*, 1899, p. 39, n° 1, 2e série, t. III, publié en 1900.

G. F. Atkinson, On the structure and dimorphism of Hypocrea tuberiformis. *Botanical Gazette*, 1891, p. 282; *Rev. mycol.*, 1892, p. 82.

G. Bonnier et Mangin, L'assimilation chlorophyllienne séparée de la respiration. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1886, 7e série, t. III, p. 5.

G. Bonnier, Germination des Lichens sur les protonéma des Mousses. *Rev. gén. de Bot.*, 1889, t. I, p. 165.

Id., Culture expérimentale dans les Alpes et les Pyrénées. *Rev. gén. de Bot.*, 1890, p. 513, 12 fig., 4 pl.

Id., Observations sur la flore alpine d'Europe. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4e série, t. X, p. 5.

Id., Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, t. XX, p. 217.

Id., Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. *Rev. gén. de Bot.*, 1894, t. VI, p. 505.

Id., Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux. Corbeil, 1895, in-8°, 27 pl.

Id., Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. *Rev. gén. de Bot.*, 1895, t. VII, p. 241.

Id., Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures externes. *C. R.*, 1898, t. CXXVII, p. 307.

Id., Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures externes. *C. R.*, 1898, t. CXXVII, p. 1143.

Id., La géographie botanique expérimentale. *Ann. de Géogr.*, mai 1902.

G. Bonnier et Flahault, Sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. *Ann. Sc. nat. Bot.*, t. VII, 6e série, p. 93.

E. Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses. *Thèse Paris*, 1891, 116 p., 2 pl.

J. Bolton, Geschichte der Merckpilze, 1795.

Bommer et M. Rousseau, Contribution à la flore mycologique de la Belgique. *Bull. Soc. roy. Bot. de Belg.*, 1891, p. 205-302.

J. Borodin, Action de la lumière sur la répartition des grains de chlorophylle dans les parties vertes des Phanérogames. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1869, 5e série, t. XII, p. 80.

N. Boulay, De la distribution géographique des Mousses dans les Vosges et le Jura. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1871, t. XVIII, p. 178.

Id., Flore cryptogamique de l'Est, Muscinées, 1872, 1 vol. in-8°.

Id., Notice sur les travaux bryologiques de Prost dans les environs de Mende (Lozère). *Rev. Bryol.*, 1874.
Id., Muscinées de la France, 1re partie, *Mousses*, 1884.
Id., Muscinées de la France, 2e partie, *Hépatiques*, 1904.
E. Boudier, Sur une anomalie remarquable de l'*Agaricus maculatus*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1872, t. XIX, 3 p. in-8°, 1 pl., p. 141-143.
Id., Note sur un développement gémellaire du *Phallus impudicus*. *Rev. mycol.*, 1887, p. 3, fig.
Id., Description de deux nouvelles espèces de *Ptychogaster*. *Journ. de Bot.*, n° 1, février 1887.
Id., Note sur une forme conidifère du *Polyporus biennis*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1888, 1 p.
Id., Sur une anomalie morchelloïde d'un *Cortinarius scutulatus* Fr. *Soc. mycol. de Fr.*, 1890, p. 169, fig.
Id. Sur les causes de production des tubercules pileux des lames de certains Agarics. *Rev. gén. de Bot.*, 1893, p. 29; *Rev. mycol.*, 1894, p. 36.
R. Bouilhac, Sur la végétation d'une plante verte, le *Nostoc punctiforme*, à l'obscurité absolue. *Thèse Paris*, 1898, et *C. R. Acad. des Sc.*, mai 1898, p. 1583.
E. Bourquelot et A. Arnould, Note sur le réseau et les squames du pied des Bolets. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1893, p. 76; *Rev. mycol.*, 1893, p. 165.
J.-B. Boussingault, De la végétation dans l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1864, 5e série, t. I, p. 314.
Id., Agronomie, 1864, t. III, p. 266.
G. Bouvet, Liste des Muscinées récoltées en juin 1870, dans le Morvan. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1870, t. XVII, p. 113.
Braun, Ueber ein grosses Exemplar des *Polyparus Schweinitzii*. *Pilze bei Brandenbg.*, 1875, p. 78; in *Bot. Zeit.*, 1875, p. 330.
O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der *Mykologie*, VIII, Heft III (*Autobasidiomyceten*). Leipzig, Arth. Felix, 1875.
Id., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig et Münster, 1872-95, in-4°, avec 102 pl.
De Brondeau, Cryptogames de l'Agenais, 1880, fasc. 3, tab. V-VII.
P. Bulliard, Champignons de la France, 1791.
G. Cabanes, Le *Scolopendrium officinale* L., var. *Dedalea* Doll. Plante nouvelle pour la flore française. *Bull. Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nîmes*, 1895, p. 14-16, 1896, p. 52-60, avec 1 pl.
A. de Candolle, Flore de France (*Rhyzomorpha*, *Byssus*, etc.).
Id., Synopsis floræ galliæ, 1855. (Description de deux Clavaires monstrueuses des thermes de Courmayeur.)
Id., Géographie botanique raisonnée où l'exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. 2 vol., Paris, 1855 (Chap. XIV, *Souterrains et Cavernes*).
C.-E. Cazin, Notice sur les Champignons qui croissent dans les galeries souterraines de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon, Paris, 1859. *Ann. de la Soc. d'hydrol. médic. de Paris*, 1859, t. V; *Rev. mycol.*, 1859, p. 25.
Charneau, Lettre sur un Champignon méconnaissable. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1863, t. X, p. 571.
P.-G. Charpentier, Sur la physiologie d'une Algue verte. *Ann. de l'Inst. Past.*, *n° 6, juin 1903, et Th. doct. ès sc.*
Ad. Chatin, Anatomie comparée. Plantes aquatiques. Paris, 1859.
Id., Cas de tératologie offert par un Bolet (*Boletus cyanescens*). *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1860, p. 439.

FR. CHEVALLIER, Flore des environs de Paris, I, 1826-1827, p. 80.
ID., Fungorum et Byssorum illustrationes, fasc. I et II. Lepsiæ, 1837, avec 82 pl.
Dr CLOS, Lettre de M. de Clos à M. Malinvaud sur une nouvelle localité française de l'*Hymenophyllum tunbridgense*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1903.
ID., Discussion de quelques points de glossologie botanique. *Bull. Soc. Bot.*, t. IV, 1856, p. 744. (Anomalies du *Boletus edulis*.)
E. COEMANS, De l'existence des Conidies chez les Agaricinées (*Spicil.*, n° 5, 1862). Bruxelles, in-8°, 1 pl.
M. C. COOKE, Circumnutation in Fungi. *Journ. of the Quikett. microscopical Club*, 2e série, 1884.
C. CORRENS, Ueber die Vermehrung der Laubmoose durch Blatt und Sprosstecklinge. *Ber. der deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1898, p. 23-24. Cf. etiam ibid., 1897, p. 374.
J. COSTANTIN, Étude sur la culture des Basidiomycètes. *Rev. gén. Bot.*, III, 489-511 (*Polyporus*, *Pholiota*, *Clitocybe*, *Boletus*, *Nyctalis*, *Clavaria*, *Marasmius*. Paris, 1890, 1 pl.
J. COSTANTIN et L. MATRUCHOT, Sur la fixité des races dans le Champignon de couche. *Bot. Centralbl.*, 1895, p. 64.
J. COSTANTIN, Les Mucédinées simples. Paris, 1888.
J. COSTANTIN et L. MATRUCHOT, Sur la culture du Champignon comestible dit : « Pied Bleu » (*Tricholoma nudum*). *Rev. gén. de Bot.*, 1901, t. XIII, p. 449-475, avec 5 fig., texte et 1 pl. photogr.
J. COSTANTIN, Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1883, 6e série, XVI, p. 5, 176, pl. I à VIII.
J. COSTANTIN, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e série, t. XIX, 1884, p. 287.
ID., Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, 1885.
COURCIER, Champignon de couche de dimensions peu communes qui a pris ce développement remarquable grâce à des arrosements avec une solution de nitrate de potasse. *Journ. Soc. d'Hort. de Fr.*, 1877, p. 235-236.
L. CRIÉ, Recherches sur les Dépazées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, VI, VII, 1878.
DAGUILLON, Sur un chapeau anormal de *Tricholoma nudum*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, XVI, 1900.
P. DEHÉRAIN, Respiration des plantes aquatiques à l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1868, 5e série. t. IX, p. 267.
P. DUCHARTRE, Observations sur le retournement des Champignons. *C. R. Acad. des Sc.*, 1870, p. 776.
DUCLAUX, Traité de microbiologie, 1898, t. I, p. 309 (Action de la lumière).
DUDLEY, Les Champignons destructeurs du bois. *Rev. de mycol.*, 1889, p. 85.
L. DUFOUR, Influence de la lumère sur la forme et la structure des feuilles. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1887, 7e série, t. V, p. 311.
DURAND, Recherche et fuite de la lumière par les racines des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3e série.
DUTROCHET, De l'inflexion des tiges végétales sur la lumière colorée. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1843, 3e série, t. XX, p. 329.
EDWARDS et COLLIN, De l'influence de la température sur la germination. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1834, 2e série, t. I, p. 257.
F. EICHELBAUM, Bildungs-Abweichungen mehrerer Arten der Gattung Agaricus. *Sitzgsb. d. Gesell. f. Bot. in Hamburg*, III, p. 72.
ID., Erster Nachtrag zu dem Verzeichnis der Hymenomyceten. *Sitzgsb. d. Gesell. f. Bot. in Hamburg*, III, fig. 79.

Id., Ueber Conidienbildung bei Hymenomyceten. *Gesell. f. Bot. zu Hamburg*, févr. 1885.
Id., Ueber proliferierende Sprossungen bei Hyphomycet. (1 pl.). *Bot. Centralbl.*, 1886, p. 193.
Id., Ein frisches Exemplar von *Agaricus velutipes* ? *Bot. Centralbl.*, 1887, p. 378.
Id., Neuere mykolog. Beobachtungen. *Bot. Centralbl.*, 1888, p. 113, fig.
Ed. Eidam, Ueber Beobachtung. an Schimmelpilzen. 58. *Jahresb. der Schles. Gesell. für vaterländische Cultur.*, 1880, p. 137.
J.-B. Ellis et Benjamin Everhart, Note sur un coprin scléroloïde observé à Montana. *Rev. mycol.*, 1891, p. 18.
R. C. Ellsworth, Note on the flora of Mammouth cave Kentucky, *Journ. of Cincinnati nat. history Soc.*, vol. XIX, n° 2, mars 1897.
G. Engelmann, Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière. *Arch. neerlandaises*, t. XXII, 1888, p. 1 à 57.
Etard, Les chlorophylles. *Ann. Chim. et Phys.*, 1898, 7e série, t. XIII.
Id., Chlorophylles et chlorophylles des Fougères. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1898, t. XIII, p. 456.
A. Famintzin, Action de la lumière sur le changement de position des grains de chlorophylle dans les feuilles d'une espèce de *Mnium*. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1867, 5e série, t. VII, p. 197.
Id., L'influence de la lumière sur le verdissement des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1867, 5e série, t. VII, p. 193.
V. Fayod, Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1889, p. 182.
Ch. Fermond, Note sur une tige fasciée de *Cucurbita pepo* et sur une prolifération de l'*Agaricus edulis*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1860, p. 107.
R. Ferry, Anomalies morchelloïdes du *Clitocybe nebularis*. *Rev. mycol.*, XV, 1893, p. 61, 1 pl.
Id., Recherches sur les matières sucrées contenues dans les Champignons. *Rev. mycol.*, 1893, p. 62.
Id., *Pleurotus cornucopiæ* Paulet; *Pleurotus cornucopioides* Fries. *Rev. mycol.*, 1894, p. 23, 1 pl.
Ed. Fischer. Notice sur le genre *Pachyma*. *Rev. mycol.*, 1891, p. 157.
Ch. Flahault, Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1879, 6e série, t. IX, p. 159.
M. de Forest-Heald, A Study of regeneration as exhibited by Mosses. *The bot. Gazette*, 1898, n° 3, p. 169-210.
Fourcade, Les Champignons des galeries souterraines des Thermes de Bagnères-de-Luchon. *Rev. mycol.*, 1879, p. 63.
Fournier et Mangin, Recherches spéléologiques dans la chaîne du Jura. *Mém. Soc. spéléol.*, n° 21, 1899.
E. Fries, La distribution géographique des Champignons. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1861, p. 25.
Id., Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora : Ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen, im Schwäbischen Jura, mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna. *Würtemberg. Jahreshefte*, 1874, XXX, p. 162.
Id., Hymenomycetes Europæi, 1873.
H. Gadeau de Kerville, Curieux aspect du mycélium d'un Champignon hyménomycète. *Journ. des Natural.*, 1er sept. 1894. 1 phot.
Garreau, Nouvelles recherches sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1851, 2e série, t. XV, p. 5, et t. XVI, p. 271.

Gasparini, Polymorphisme des Hyphomycètes. *Atti della Soc. Toscana di Sc. nat.*, VI, 1887-89, p. 20-26.

L. Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. *Rev. gén. de Bot.*, 1892.

Id., Recherches physiologiques sur les Ombellifères. *Thèse doct. ès sciences*, 2e mémoire, Paris, 1893.

Id., Notes bryologiques sur les environs de Reims. *Bull. Soc. des Sc. nat. de Reims*, t. VII, 8e année, 1898, p. 97.

Id., Sur l'homologie de la tige feuillée, du protonéma et des Rhizoïdes des Muscinées. *Feuille des jeunes Naturalistes*, 1900, p. 113.

Id. et J. Maheu, Sur les affinités géographiques des Muscinées des cavernes. *Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.*, Montauban, 1902, p. 674.

X. Gillot, Le *Rhizomorpha subterranea* Pers. et ses formes. *Rev. mycol.*, 1879, p. 146.

Id., Variations de l'*Agaricus bifrons* Berkl. *Rev. mycol.*, II, 1880.

Id., Note sur la flore mycologique souterraine des environs d'Autun. *Rev. mycol.*, 1882, p. 179.

Id., Nouvelles observations sur quelques Champignons récoltés dans les galeries souterraines du Creuzot et d'Allevard. *Rev. mycol.*, 1882, p. 237.

Id., Notes mycologiques (Sur le *Pleurotus*, *Rhizomorpha*, *Agarics*). *Rev. mycol.*, 1864, p. 66-67.

J. Godfrin, Sur une anomalie hyméniale de l'*Hydnum repandum*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, XI, 1897, p. 571.

M. Gortani, La grotta di Corona sul M. Faeit (Carnia). *Revista ital. di Speleol.*, fasc. III, 1903 (Flore).

Ed. Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1899, 8e série, t. X, p. 1.

Id., L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia*, no 10, 1900.

Arthur Gris, Recherches microscopiques sur la chlorophylle. *Thèse doct. Paris*, 1857, p. 29.

F. Guéguen, Sur une forme tératologique du *Ganoderma lucidum*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVII, fasc. 1, 1901.

Id., Sur les hyméniums surnuméraires de quelques Basidiomycètes et sur le mode de formation de quelques-uns d'entre eux. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVIII, 4e fasc., 1902, p. 305, fig.

C.-M. Guillemin, Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons du spectre solaire. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4e série, t. VII, 1857, p. 154.

G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 1886, p. 206.

O. Hamann, Europaïsche Höhlenfauna. Iena, H. Costenoble, 1896, 5 pl., 150 fig.

R. Hartig, Die Zerstörungen des Bauholzes durch Pilze. Berlin, Springer, 1885, I, tab. II, fig. 7.

F. L. Hawey, Proliferons fungi. *Bot. Gaz.*, 1887.

E. Heckel, Nouvelles observations sur les prétendues glandes hyméniales du *Pleurotus glandulosus* Fries. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, XXVII, 1880, p. 303.

Ed. Heckel, Notes sur le *Pleurotus ostreatus*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, C. R. des séances, t. XXVII, 1880.

Id., Remarques à propos de la note de M. Patouillard, sur les conidies du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Rev. mycol.*, 1881, no 9, p. 9.

Id., Essais de rapprochements des Cryptogames aux Phanérogames sous le rapport des anomalies. *Rev. mycol.*, 1882, p. 137.

Id., Recherche du Dr Heckel, *in* Roumeguère, Cas de tératologie mycologique récemment observés aux environs de Toulouse. *Rev. mycol.*, IV, 1882, p. 143.
Id., Deux cas de soudures complexes observées dans les Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, IV, 1882, n° 16, p. 201.
Id., Nouvelles observations de tératologie cryptogamique. *Rev. mycol.*, 1883, p. 2.
Id., Deux cas de monstruosités mycologiques. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCIX, 1884.
Id., Nouvelles monstruosités mycologiques. *Rev. mycol.*, 1885, p. 29.
Id., De la formation de deux hyméniums fertiles sur l'une et l'autre face du chapeau dans un *Polyporus applanatus* Wall. *Rev. mycol.*, X, 1888, p. 5, 1 pl.
P. Hennings, Ueber Pilzabnormitäten. *Hedwigia*, 1901, t. XL, fasc. 2, p. 136-140.
H. Hentig, Ueber die Beziehungen Zwischen der Stellung der Blätter zum Licht und ihrem inneren Bau. *Bot. Centralbl.*, n° 51-52, 1882, pl. 1-2.
Fr. Hoffmann, Vegetabilia in hercyniæ subterraneæ collecta, 1811, 12 pl. color.
Id., Descriptiones et icones plantarum. *Class. phys.*, p. 22-37. Comm. soc. reg. Gotting ad *A*, 1793-94, vol. XII. Gottingæ, 1796.
W. Hofmeister, Die Pflanzenzelle, et : Allgemeine Morphologie, p. 625.
H. C. Hovey, The scientific America. Marsh, 1879.
C. Hovey, Celebrated american caverns especially Mammoth, Wyandot and Luray. Cincinnati, Robert Clarke and Co, 1882.
H. C. Hovey et Ellsworth Call (R.). The Mammoth cave of Kentucky. *Guide de Grotte. Faune et Flore*, 1897.
Hubbard, American entomologic. *Faune et Flore des cavernes*, 1856.
Hugo Mohl, Recherches sur la cuticule des plantes. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 2e série, t. XIX, 1843, p. 201.
A. de Humboldt, Flora Friburgensis specimen plantas cryptogamicas præstertim subterraneas exhibens. Edidit. Berol, 1793.
Id., Lettre de M. de Homboldt (Humboldt) à M. Delametherie. Sur la couleur verte des végétaux qui ne sont pas exposés à la lumière. *Journ. de phys.*, p. 154, 1792, t. XL.
Henceley-Bridgman, Influence de la nervation dans la reproduction des monstruosités chez les Fougères. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, XVI, 1861, p. 365.
Th. Husnot, Le *Coprinus sociatus* Schm. et son mycélium. *Rev. mycol.*, 1883, p. 75.
F. Hy, De la structure de la tige dans les Mousses de la famille des Polytries. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXVII, 1880, p. 106-112.
Gy de Istvanffi, Eine auf höhlenbewohnenden Käfern vorkommende neue Laboulbeniacee. *Ann. du Musée nat. de Budapest*, 1896.
Jaccard, Les monstres dans le monde organique et les lois de la morphologie.
M. U. Kreusler, Beobachtungen üb. d. Kohlensaüre-Aufnahme, Assimilation u. Athmung der Pflanzen, *Landwirthsch. Jahrb.*, XVI, 1888, 711.
L'Arcangeli, Sopra una monstruosita del Lentinus tigrinus. *Nuovo gior. Bot. Ital.*, 1895, vol. II, p. 57-62, 1 pl., in-8°.
J. N. Laurenti, Synopsis reptilium emendata. Viennæ, 1768.
O. Le Breton, Forme anormale du *Polyporus obducens*. *Rev. mycol.*, X, 1888, p. 209.
Alfred Ledner, Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons. *Thèse univ. de Genève*, 1897. Extrait *Rev. mycol.*, 1898, p. 132. (Cet ouvrage contient sur le sujet une bibliographie détaillée.) *Ann. Sc. nat. Bot.*, VIII, t. III.
Lewakoffski, De l'influence de l'eau sur la croissance de la tige et de la racine de quelques plantes. *Mém. de l'Acad. imp. de Kazan*, 1873.

LHOTHELIER, Recherches sur les plantes à piquants. *Rev. gén. de Bot.*, 1893, t. V, p. 518.
A. LUCANTE, Essai géographique sur les cavernes de la France, 2 vol. 1882.
F. LUDWIG, Ueber teratologische, durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtköpfen der Hutpilze. *Bot. Centralbl.*, XII, 1882, p. 136.
ID., Sur une forme tératologique du *Paxillus involutus*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. VI, 1890, fasc. 4.
L. MANGIN, Sur la substance intercellulaire. *Journ. Bot.*, t. II, 1888.
A. MAGNIN, Dispersion du *Cyclamen Europæum* dans le massif du Jura. *Rev. gén. de Bot.*, 1891, p. 513.
J. MAHEU, Note sur les Champignons observés dans les profondeurs des causses Méjan et de Sauveterre. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVI, fasc. 4, 1900, p. 191.
ID., Florure des avens des causses Méjan et de Sauveterre. *Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, 1899, n° 5, p. 254.
ID. (G. DE LAMARLIÈRE et), Sur la flore des Mousses des cavernes. *Comp. Acad. des Sc.*, avril 1901.
ID. (ID.), Sur la flore bryologique des grottes du Midi de la France. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. XLVIII, 1901.
ID., Contribution à l'étude de la flore des causses. *Rev. Ampère*, octobre 1901, n° 7, p. 99.
ID. (G. DE LAMARLIÈRE et), Sur les Muscinées des cavernes de l'Yonne. *Journ. de Bot.*, t. XVI, n° 8, 1902, 1 pl.
ID., Contribution à l'étude des eaux souterraines du Gard. *Bull. Soc. d'ét. des Sc. nat. de Nîmes*, 1902, p. 87.
ID., Contribution à l'étude de la flore obscuricole de France. *C. R. du Congrès des Soc. savantes*. Paris, 1902.
ID., Sur quelques Muscinées cavernicoles des terrains siliceux. *Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Congrès d'Angers*, 1903, p. 722-726.
ID., La flore spéléologique. *Revista italiana di Speleologia*, n° 4. Bologna, 1903.
MARIMON, Action de la lumière sur la respiration des Champignons inférieurs. *Centralbl. f. Bakteriologie*, 2e part., n° 7, 1903, p. 6.
E.-A. MARTEL, Les abîmes, 1893, p. 477-553.
ID., La spéléologie ou science des cavernes. *Collection scientia*, 1900. *Note sur la flore souterraine*, p. 120.
ID., Le gouffre et la rivière souterraine de Padirac, 1900, p. 171.
N. MARTELLI, Nota sopra una forma singulare di Agaricus. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 1888, XX, V, p. 345-346, 1 pl., in-8°.
DE MARTIN-DONOS et JEANBERNAT, Florule du Tarn, 2e partie, in-8°, 1867.
M. MASTERS, Vegetable teratology. London, 1869.
L. MATRUCHOT, Recherches biologiques sur les Champignons (*Pleurotus ostreatus*). *Rev. gén. de Bot.*, 1897, p. 81, 3 fig., 1 pl.; résumé dans *Rev. mycol.*, 1898, p. 127.
L. MATRUCHOT et MOLLIARD, Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif. *Rev. gén. de Bot.*, XIV, 1902, p. 193.
F. MAZAURIC et G. CABANES, Le spelunque de Dions (Gard), géologie, faune, flore. *Mém. de la Soc. de Spél.*, 1896, t. I, n° 2.
EMILE MER, Des modifications de structure et de forme qu'éprouvent les racines suivant les milieux où elles vivent. *Assoc. franç. pour l'avanc. des sciences*, 1880.
F.-V. MÉRAT, Nouvelle flore des environs de Paris, t. I, Paris, 1836.
A. W. MIQUEL, Exhalaison aqueuse des plantes. Quelques expériences pour l'influence de la lumière sur la succion par la tige des plantes. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1839, 2e série, t. XI, p. 43.

C. Montagne, Cf. Plantes cellulaires nouvelles. Établissement thermal de Bagnères-de-Luchon. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1858, t. IX, p. 156 à 161.
Montemartini, Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante. *Estratto dagli Atti del R. instituto botanico dell' Universita di Pavia*, 1895.
J. Morot, Note sur l'identité spécifique des *Polyporus abietinus* et *Irpex fux-atra. Rev. mycol.*, 1888, p. 97.
Ch. Naudin et Radlkofer, Recherches au sujet des influences que les changements de climat exercent sur les plantes. *Ann. Sc. nat.*, 1876, 6e série, t. IV, p. 79.
Niel, Note sur le *Clitocybe cryptarum* Leteil. *Rev. mycol.*, 1898, p. 73.
G. et F. Nees ab Esenbeck, De *Polyporo Pisáchapani*, singular fungorum javanicorum species, 1826, 1 pl.
A. S. Pachard, The cave Fauna of north America, with remarks on the anatomy of the Brain and origin of the blind species, 1886.
Palisot de Beauvois, Observations sur les Champignons et sur leur manière de croître. *Journ. de Bot.* Paris, 1809, t. II, p. 147-165.
N. Patouillard, Productions pileuses sur l'*Irpex paradoxus* Fr. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1880, t. XXVII.
Id., Les conidies du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Rev. mycol.*, 1881, n° 9, p. 37, 1 pl.
Id., Sur l'appareil conidial du *Pleurotus ostreatus* Fr. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1880, XXVII, p. 125.
Id., Sur quelques modes nouveaux ou peu connus de reproduction secondaire chez les Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1881, n° 16, p. 11.
Id., Monstruosité de l'*Agaricus* (*Amanita*) *spissus*. *Rev. mycol.*, 1882, IV, p. 35.
Id., Observations sur quelques Hyménomycètes (*Cyphella curreyi*, *Trametes rubescens*, *Agaricus spissus*). *Rev. mycol.*, 1882, p. 35.
Id., Observations sur quelques Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1882, p. 208 (descriptions d'espèce souterraine).
Id., Sur la localisation de l'hyménium. *Rev. mycol.*, janv. 1803, p. 1.
Id., Quelques observations sur l'hyménium des Basidiomycètes. *Rev. mycol.*, 1883, p. 167.
Id., Sur la localisation de l'hyménium. *Rev. mycol.*, 1883, V, p. 1-2.
Id., Tabulæ analyticæ fungorum, in-8°, avr. 1883.
Id., Notes mycologiques. *Rev. mycol.*, 1885, VII, p. 151.
Id., Contribution à l'étude des formes conidiales des Hyménomycètes (*Ptychogaster aurantiacus*). *Rev. mycol.*, 1885, p. 28.
Id., Ptychogaster lycoperdon. *Journ. de Bot.*, 1re année, n° 8, p. 1887, et *Rev. mycol.*, 1887, p. 193.
Id., Note sur la présence des basides à la surface du chapeau des Polypores. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1889, vol. V.
Id., Note sur la structure des glandes du *Pleurotus glandulosus* Gr. *Rev. mycol.*, 1890, p. 21.
Id., Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie. Paris, 1897, in-8°, 158 p.
Id., Remarque sur l'organisation de quelques Champignons exotiques. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1891, t. VII, fasc. 1.
Id., Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. *Thèse doct. en pharm.*, Paris, 1901.
Ch. Penzig, Rapport entre l'Ozonium et les Coprins. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, avril 1880.
O. Penzig, Sul rapporti genetici tra Ozonium et Coprinus. *Journ de Bot. du Dr Carnel*, 1880, p. 132 et seq.
Id., Pflanzenteratologie. Genera, 1894.
D. C. H. Persoon, Synopsis methodica fungorum. Paris, Gol, 1801.

WILL. PHILLIPS, Monstruosités observées sur des Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1884, p. 92.
ID., Monstruosités dans les Champignons. *Rev. mycol.*, X, 1886.
HEINR. PICK, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. *Botanisch. Centralblatt*, n° 37-38, 1882, pl. 3.
J.-E. PLANCHON, Notes mycologiques sur *Agaricus convivarum* Del. et le *Clavaria polymorpha* Tonelin, formes monstrueuses de l'*Agaricus ostreatus* Jacq. *Bull Soc. Bot. de Fr.*, t. XXIX, 1882.
V. POKORNY, Ueber die unterirdische Flora der Karst-Höhlen. *Abhandlung. des zoologisch-botanischen Vereines*. Vienne, t. III, 1853, p. 14.
G. F. PREUSS, Abweichende Formen von Agaricus ulmarius. *Zeitsch. der Bot. Abtheilung des naturwiss. Vereins der Provinz Posen*, Heft III, 1896.
ED. PRILLIEUX, Sur le *Polyporus hispidus*. *Bull. Soc. mycol.*, 1893, p. 257. *Rev. mycol.*, 1894, p. 163, 1 pl.
ID., Influence qu'exerce l'intensité de la lumière colorée sur la quantité des gaz que dégagent les plantes submergées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5e série, t. X, p. 305.
PROUST, Liste des Mousses, Hépatiques, Lichens, observés dans le département de la Lozère. *Mém. de la Soc. d'Agr., Comm., Sc. et Arts de Mende*, t. II, 1829.
QUINCY, Note sur un cas tératologique fort curieux. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. V, 1889.
M. RADAIS, Sur la culture pure d'une Algue verte, formation de chlorophylle à l'obscurité. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXV, 1900, p. 793.
N. W. RAUWENHOFF, Sur les causes des formations anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité. *Extr. des Arch. néerlandaises*, t. XII, in *Ann. des Sc. nat.*, 6e série, t. V, 1902.
RAVAUD, Guide du Bryologue et du Lichénologue à Grenoble et dans les environs. *Rev. bryol.*, 1874-75-76-79, etc., 1880-81.
RAVIN, Flore de l'Yonne : Mousses. *Bull. Soc. des Sc. de l'Yonne*, 2e série, 1875, 116 p., 76 pl.
P. RAYMOND, Les rivières souterraines de la Dragonnière et de Midroï. *Mém. de la Soc. de Spél.*, n° 10, 1897.
C. RICHON, Note sur le *Corticium amorphum*. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1877, t. XXIV, p. 148.
ROGER, Sur une monstruosité du *Clitocybe nebularis*. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, 1889, t. V, p. 192, fig.
E. ROSTRUP, Sur quelques déformations des Phanérogames causées par les Champignons parasites. *Rev. mycol.*, 1886, p. 95.
ID., Des métamorphoses mycétogènes. *Rev. mycol.*, 1886, t. VIII, p. 60.
C. ROUMEGUÈRE, Histoire naturelle des Champignons d'Europe, 1870 (Un chapitre de mycologie tératologique), 1870, p. 36.
ID., Anomalies offertes par les *Agaricus acerbus* et *equestris*. *Rev. mycol.*, 1880, II, p. 7.
ID., Cas de prolifération centrale. *Rev. myc.*, 1882, t. IV, p. 16.
ID., Note sur le *Boletus ramosus* Bull., récemment trouvé en Belgique. *Rev. mycol.*, 1881, n° 9, p. 3.
ID., Exemple curieux de tératologie mycologique. *Rev. mycol.*, 1882, IV, p. 16.
ID., Nouvel examen des Champignons des galeries thermales de Luchon. *Rev. mycol.*, 1882, p. 163.
ID., Sur une monstruosité de l'*Agaricus (Pleurotus) conchatus* Bull. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. IV, p. 282-283.
ID., Sur un Agaric monstrueux. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1874, t. XXI, p. 181-182.

ID., Rapport entre le mycélium filamenteux constituant l'ancien genre Ozonium et divers Hyménomycètes. *Congr. des Soc. savantes*, 1883. *Rev. myc.*, 1883, p. 89.
ID., Cas de prolifération en sens inverse offert par le *Russula heterophylla*. *Rev. mycol.*, 1882, t. IV, p. 16.
ID., Soudure et prolifération interrompue. *Rev. mycol.*, 1882, t. IV, p. 140.
ID., *Psalliota subgibbosa*, présentant deux stipes unis et la continuation sur le chapeau des lamelles en sens inverse. *Rev. mycol.*, 1885, t. VII, p. 241.
ID., Excursions mycologiques estivales de 1885. *Rev. mycol.*, 1885, t. VII, p. 241. (Descriptions d'anomalies.)
ID., Le *Queletia* montrant quatre stipes supportant un péridium unique. *Rev. mycol.*, 1884, t. VI, p. 224.
ID., Champignons monstrueux des carrières de phosphates de chaux du Quercy. *Rev. mycol.*, 1886, p. 200, 1 pl.
ID., Sur le genre *Plebomorpha*. *Rev. mycol.*, 1886, t. VIII, p. 28.
ID., Un genre de trop (*Phebopleura* Lev.) dans la division des Hyménomycètes. *Rev. mycol.*, 1886, t. VIII, p. 28.
E. RUPIN, Catalogue des Mousses, Hépatiques et Lichens de la Corrèze. Limoges, 1895.
SADEBECK, Ueber aüssere Bedingungen für die Entwicklung des Hutes von *Polyporus squamosus*. *Bot. Centralbl.*, 1886, XXV, p. 226.
F. SARRAZIN, Deux anomalies observées chez les Agaricinées dans les bois de Senlis. *Rev. mycol.*, 1886, VIII, p. 99.
DE SAUSSURE, Recherches chimiques sur les végétaux. Paris, 1904, p. 34-36.
J. C. SCHAEFFER, Fungorum Bavaria et Palatinat, 1777.
AD. SCHLAGINTWEIT, Recherches sur les phénomènes périodiques de la végétation à différentes hauteurs dans les Alpes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1851, 3e série, t. XVI, p. 330.
SCHRÖTER, Bemerkgen über Keller-und Grubenpilze. *Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur*, 1883, p. 193-203.
STEPHAN SCHULZER VON MEGGENBURG, Hymenomyceten-Hut mit dem Hymenium auf der Oberseite. *Oester. Bot. Zeitschr.*, XXXI, 1881.
ID., Add. ad gen. Scleroderma. *Rev. mycol.*, 1884, VI, p. 224.
ID., Addenda ad enumerationem fungorum ex Ozonio ortorum. Auctore Roumeguère. *Rev. mycol. Api*, 1883, n° 19, p. 89. *Rev. mycol.*, 1883, p. 243.
SCHWANKEWITSCH, Ueber einige Anomalien in der Entwicklg. der niedersten Organism. *Zool. Anzeiger*, 1879.
J. DE SEYNES, Observations sur quelques monstruosités chez les Champignons supérieurs. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1867.
ID., Les conidies du *Polyporus sulphureus* Bull. et leur développement. *Mém. de l'Acad. des Sc.*, 1878.
ID., Recherches pour servir à l'histoire naturelle des végétaux inférieurs. II. Polypores. Paris, 1888.
ID., Conidies de l'*Hydnum coralloides* Scop. *Bull. de la Soc. mycol. de Fr.*, 1891, p. 77.
ID., Un *Ptychogaster* du Congo. *Rev. mycol.*, 1894, p. 59, 1 pl.
ID., Recherches pour servir à l'histoire naturelle et à la flore des Champignons du Congo français. Masson, Paris, 1897.
ID., Dictionnaire de Botanique de Baillon, art. *Champignon*. Paris, 1878, 24 p.
SCHMIDEL, Icones plantarum, 1782, 2e édition, p. 43.
J. SCOPOLI, Dissertationes ad historiam naturalem pertinentes. Prag, 1772. *Amplectuntur plantæ subterraneæ.*

J. Scopoli, Plantæ subterraneæ descriptæ et delineatæ, 1772, avec planches.

J. A. Scopoli, Annus quintus historico naturalis. Leipzig, 1772.

Id., Flora carniolica. Viennæ, 1760, 2e édit., 1772.

Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. *Bibliotheca botanica*. Cassel, 1886.

J. Sénebier, Forêts et bois, arbres et arbustes. Physiologie végétale, in *Encycl. méth.*, par Louis-Marie Blanquart de Septfontaine, t. IV, p. 275, Paris, 1791.

W. G. Smith, An Agaricus Boletus. *Gardener's Chronicle*, new series, vol. XVII, 1882.

N. Sorokine, Matériaux pour la flore cryptogamique de l'Asie centrale. *Rev. mycol.*, 1890, p. 51, 1 pl. (Déformations fungiques).

L. Soubeyran, Note sur un Champignon monstrueux des souterrains de l'établissement thermal de Bagnères-de-Luchon. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, Paris, 1856, t. II, p. 758.

E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes. *Zeitsch. f. Naturw.*, Iena, XVI, 1883, 38 p., 1 pl.

P. von Tavel, Vergleichende Morphologie der Pilze. Iena, 1902, 208 p., 90 fig.

R. Thaxter, Preliminary diagnoses of new species Laboulbeniaceæ. *Proceed. of the amer. Ac. of arts and sciences*, XXXV, 1899; XXXVI, 1900; XXXVIII, 1902.

Therry et Magnin, Déformations du *Schizophyllum commune*. *Ann. Sc. bot. de Lyon*, 1877, p. 5.

Teodoresco, Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXVII, p. 335.

Id., Influence des diverses radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, p. 141.

F. von Thum, Abnormal gunth of a Fungus. *Gardener's Chronicle*, new series, vol. XVII, 1882.

Giorgio Trebbi, La grotta delle Fate à M. Adone in val di setta. Prov. di Bologna. *Revista italiana di Spel.*, no 1, 1903.

Treichel, Grosses Exemplar von *Polyporus versicolor*. *Sitzb. d. Bot. Ver. zu Brandenburg*, 1873, 16e année, p. 69.

R. Tulasne, Phosphorescence du *Rhizomorpha subterranea*. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1848, 3e série, t. IX, p. 335, 1 pl.

Id., Note sur le *Ptychogaster albus*. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1865, 5e série, t. IV, p. 290.

Luc. Underwood, Connecting forms among polyparoid Fungi. III, 1892, p. 91-95.

J. W. F. Valvasor, Die Ehre des Herzogthums Crain. 4 vol., Laybach, 4 vol. *Von den Natur. Raritäten dieses Landes*, 1869, p. 594-598.

Ch. van Bambeke, Note sur une formation monstrueuse de *Ganoderma lucidum* Legs. *Orgedrukt. rüt het Botanisch Jaarbœk dobonaea, Jaargang*, VII, 1895.

Id., Sur un exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* (Bull.) Fries. *Bull. Soc. mycol. de Fr.*, t. XVIII, fasc. 1, 1902, p. 54, 3 pl.

Van Tieghem, Discussion de la séance du 23 janvier 1880. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXVII, p. 22.

J. et V. Vesque et Viet, De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. *Ann. de l'Inst. agronom.*, 3e année, 1878-79, p. 103-111.

Vines, The influence of Light upon the Growth of Leave. *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg*, 1878, t. II, p. 132.

A. Viré, La faune souterraine de France. *Thèse doct. ès sciences*. Paris, 1900.

A. Viré, Cord, J. Maheu, Six semaines d'explorations. *Bull. Club Cevenol*, nos 1 et 2, 1899.

Id. et J. Maheu, Recherches de zoologie, de botanique et d'hydrologie souterraines effectuées pendant l'été 1900 dans les départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. *Bull. Soc. de Spél.*, février 1902, 16 fig., 1 pl. hors texte.

A. Viré, Contribution à l'étude des eaux souterraines des départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. *Bull. Mus. d'Hist. nat.*, 1900, n° 8, p. 433.

Id., La Faune et la Flore souterraine du puits de Padirac (Lot). *Bull. du Mus. d'Hist. nat.*, 1902, n° 8, p. 601.

Viviand Morel, Déformation de l'*Agaricus ostreatus*. *Ann. Soc. bot. de Lyon*, 1877-78, p. 5.

P. Voglino, Ricerche intorno alla formazione di alcune monstruosita degli Agaricini. *Atta della Accad. Sc. di Torino*, XXX, 1894, p. 154, in-8°, 1 pl.

Id., Sopra alcuni casi teratologia di Agaricini. *Boll. Soc. Bot. Ital.*, 1891, p. 167-170, in-8°, 1892, p. 9.

P. Vuillemin, Remarque sur la production des hyméniums adventices. *Bull. Soc. myc. de Fr.*, 1891, t. VII, fasc. 1.

Rich. von Witstein, Ueber einen abnormen Fruchtkörper von *Agaricus procerus* Scop. *Bot. Zeit.*, 1887.

Ed. Wainio, Monographia Cladoniarum universalis (*pars tertia*, 1898). En français dans *Acta Societatis pro Fauna et Flora Pennica*, XIV, n° 1.

H. Webster, Unusual variations of two commun *Agaricus Rhodora*, 1900, n° 14, vol. II.

R. Zimmermann, Ueber die Chromatopleura in panachirten Blättern. *Ber. d. deut. Bot. Gesell.*, avril 1890.

TABLE DES MATIÈRES ET PLAN DU TRAVAIL

PREMIÈRE PARTIE

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA FLORE SOUTERRAINE.

TROISIÈME PARTIE

QUATRIÈME PARTIE

RECHERCHES ANATOMIQUES ET CHIMIQUES

SUR LA

GERMINATION DES PALMIERS

Par C. L. GATIN

INTRODUCTION

La famille des Palmiers, par le nombre et la variété de ses représentants sur le globe et par l'intérêt botanique, économique et horticole qu'ils présentent, a attiré, depuis l'antiquité, l'attention des chercheurs.

Mohl (1), au début de son mémorable travail sur la structure du tronc des Palmiers, déclare « qu'une recherche précise sur « l'anatomie des Palmiers est d'une importance capitale pour « l'anatomie et la physiologie de la croissance, parce que dans « ceux-ci se trouvent réunis, à proprement parler, les caractères des monocotylédones, et nous pouvons de préférence les « choisir pour nous renseigner sur la croissance et la structure « de cette grande classe de plantes ».

A un autre point de vue, Sachs (2), avant de décrire ses recherches sur la germination du Dattier dans son admirable « Keimungsgeschichte der Dattel », que l'on médite encore aujourd'hui avec fruit, admire « l'exemple remarquable qu'offre « la germination du Dattier, car elle montre que les substances « formant les cellules, déjà organisées sous la forme des couches

(1) Mohl (Hugo von), *Ueber der Bau des Palmenstammes* (Vermischte Schriften, 1845, p. 129).

(2) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Bot. Zeit., 2 Jahrg., 1862, p. 241-246 et 249-251, tabl. IX).

« d'épaississement des membranes cellulaires, sont en état « d'entrer à nouveau dans le circuit des métamorphoses comme « celles qui proviennent de l'assimilation, de se dissoudre, de « se transformer en sucre et en amidon pour enfin redevenir à « nouveau substances constitutives de cellules, en ce sens « qu'elles fournissent les matériaux de constructions nécessaires « à la croissance de nouvelles cellules ».

En dehors de la manière de voir de ces deux célèbres botanistes, la quantité des travaux parus sur la seule question de la germination suffirait à démontrer l'intérêt qui s'attache aux études se rapportant aux Palmiers.

Je me suis efforcé, au cours du présent travail, d'apporter une contribution nouvelle à l'étude de la germination des Palmiers en l'envisageant à un double point de vue.

J'ai pensé tout d'abord qu'il serait intéressant de rechercher par quel processus anatomique se produit cet allongement du cotylédon, parfois si grand, comment se limitent et se relient cette gemmule, cette radicule et ce cotylédon si étroitement liés entre eux qu'il semble impossible de déterminer leurs frontières, et enfin quelles sont les analogies et les différences qui existent entre les germinations des diverses espèces de Palmiers, d'aspect morphologique parfois si différent.

En second lieu, malgré les nombreuses et intéressantes recherches faites depuis peu sur les questions chimiques qui se rapportent à la germination des Palmiers, il reste à résoudre dans cette direction des problèmes du plus vif intérêt. Ce sont certains d'entre eux que j'ai essayé de préciser en mettant en évidence quelques faits qui permettent d'en entrevoir la solution.

J'ai donc divisé cette thèse en deux parties distinctes, la première ayant trait à l'étude anatomique du développement, la seconde aux recherches chimiques.

Ce travail a été commencé au Laboratoire de Botanique de l'École supérieure des sciences d'Alger, dont le directeur, M. A. Maige, appela mon attention sur l'intérêt que pouvait présenter une telle étude anatomique.

Les recherches anatomiques ont été effectuées au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie

végétale de Fontainebleau. Je prie M. GASTON BONNIER, directeur de ces deux laboratoires, de vouloir bien me permettre de lui faire part ici de mes sentiments de vive gratitude, pour les encouragements de toute nature et les excellents conseils qu'il m'a prodigués.

Les études chimiques qui forment la seconde partie de ce travail ont été effectuées grâce à la bienveillante hospitalité que j'ai reçue au Laboratoire de Chimie Biologique de l'Institut Pasteur. M. GABRIEL BERTRAND a bien voulu guider avec sollicitude mes premiers pas de chimiste expérimentateur, je lui en exprime ici ma plus vive reconnaissance.

J'adresse aussi à la mémoire de mon regretté camarade C. HEUPEL, préparateur à l'Institut Pasteur, un souvenir ému et reconnaissant pour l'aide patiente et infatigable qu'il m'avait accoutumé à recevoir de lui.

Enfin, l'une des principales difficultés de mon travail était de me procurer des matériaux d'étude, aussi suis-je extrêmement obligé à : MM. BONAME, directeur de la station agronomique de Réduit (Ile Maurice); — DAGUILLON, professeur adjoint à la Faculté des sciences de Paris; — le Com[re] HANBURY, propriétaire des jardins de La Mortola; — H. LECOMTE, Docteur ès sciences, professeur au Lycée Saint-Louis; — LE TESTU, Ingénieur agronome à Chinde (Afrique orientale portugaise); — POIRAULT, directeur de la Villa Thuret; — PRAIN, surint ndant des jardins royaux de Sibpur (Indes anglaises); — RIVIÈRE, directeur du Jardin d'essais d'Alger; — le D[r] ROBERTSON-PROCHOWSKY, propriétaire à Nice; — THISELTON-DYER, directeurs des jardins botaniques royaux de Kew; — TREUB, directeur du département de l'Agriculture de Java; — WILLIS, directeur des jardins botaniques royaux de Peradenyia (Ceylan); qui ont bien voulu me faire parvenir des graines ou des matériaux et auxquels je suis heureux d'adresser ici mes plus vifs remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES ANATOMIQUES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

§ 1. — Observations les plus anciennes sur l'embryon et la germination des Palmiers.

On peut diviser en deux périodes l'histoire des recherches scientifiques concernant la germination des Palmiers. La première s'étend depuis l'antiquité jusqu'au commencement du XIXe siècle, c'est-à-dire jusqu'au moment de l'apparition des travaux de Mirbel, Karsten, Martius, H. von Mohl. La seconde embrasse tout le XIXe siècle.

Pline a consacré aux Palmiers un certain nombre de paragraphes de son *Histoire Naturelle* (1). Il s'occupe surtout, d'ailleurs, des usages alimentaires, économiques et pharmaceutiques des produits de ces plantes. Cependant, il a consacré quelques lignes de son livre XIII (chapitre IV) à la germination du Dattier. Il décrit la graine du Dattier comme possédant une fente sur sa partie dorsale. Au milieu de sa partie ventrale se trouve une sorte de nombril par où s'échappe la radicule. Il rapporte également que ces plantes sont toujours semées de la façon suivante : deux graines sont placées sur le sol, la partie ventrale en dessous et deux autres par-dessus dans la même position. Ainsi les 4 plantes formées peuvent réussir à croître, tandis qu'une seule plante, isolée, ne serait pas assez forte. C'est ainsi que les anciens, connaissant par expérience la peine qu'éprouvent les Palmiers à s'enraciner solidement, avaient résolu cette difficulté.

(1) Pline, *Histoire naturelle*, traduite en français par Poinsinet de Sivry (1771).

Théophraste (1), étudiant à son tour la germination du Dattier, contredit la description que Pline a faite de la germination de ce Palmier, en ce sens que, selon lui, le germe ne sort pas du ventre de la graine, mais d'une extrémité, là où la fente dorsale s'atténue. En réalité le « nombril », que Pline avait remarqué sur le « ventre » de la graine et qui correspond à l'emplacement de la partie radiculaire de l'embryon, se trouve souvent placé, non pas vers la partie moyenne de la graine, mais vers une de ses extrémités, ce qui a pu faire croire à Théophraste que le germe sortait toujours à l'extrémité de la fente de la graine.

La première figure représentant un Dattier germant a été donnée par Camerarius (2) en 1588 (fig. 1). Cet auteur remarqua que le germe sort toujours de la partie de la graine opposée à la fente et qu'il produit d'abord une racine, puis une feuille.

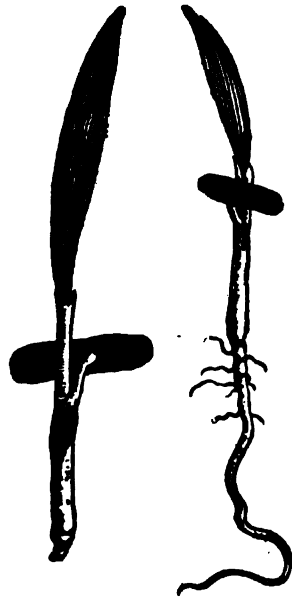


Fig. 1. — Figure de Camerarius (1588) montrant une graine de Dattier germant.

Une autre figure est donnée en 1644 dans une nouvelle édition du livre X de Théophraste, commentée par trois savants (3). Ceux-ci remarquent également que le germe, qui se produit du côté opposé à la fente, se compose d'abord d'une racine poussant vers le bas. Une feuille se produit un peu plus tard.

En 1682, Grew (4) donna le premier un dessin représentant l'embryon du Dattier.

Malpighi (5) en 1698, a étudié avec beaucoup de soin la

(1) *Historia Plantarum.*

(2) Camerarius, *Hortus medicus et philosophicus.* (Francfort-sur-le-Mein, 1588.)

(3) *De Historia Plantarum libri decem* (Theophrasti Eresii), illustré et commenté par Joannes Bodœus a Stapel, Julius Cæsar Scaliger et Robert Constantin. (Amsterdam, 1644.)

(4) Grew, *The anatomy of plants with an idea of a philosophical history of plants.* (London, 1862.)

(5) Marcelli Malpighi, *Opera posthuma.* (Londres, 1697, p. 72 à 82, avec pl. VII, VIII, IX.)

germination du Dattier et en a donné des figures très nombreuses et très intéressantes. Il a remarqué qu'au début, l'embryon se différencie en une petite tête (*capitula*) qui reste à l'intérieur de la graine et prend petit à petit la place de l'albumen aux dépens duquel elle s'accroît (*placentula fungiformis*) et en un corps conique qui s'allonge à l'extérieur. Lorsque ce corps conique a atteint une certaine longueur, la racine s'en échappe et se couvre de radicelles, en même temps que se développe la première feuille.

Enfin, en 1788, GÆRTNER (1) étudia avec soin, au point de vue de leur morphologie externe, les embryons d'un certain nombre de Palmiers qu'il classe d'après leur forme et dont il donne les figures.

Il a également porté son attention sur la germination, mais d'une façon beaucoup moins documentée que ne l'avait fait avant lui MALPIGHI.

Nous arrivons ainsi au début du XIX[e] siècle, dont la première moitié, surtout, a été fertile en travaux de la plus haute importance.

§ 2. — **Travaux modernes.**

Il nous a semblé que le procédé d'exposition le plus logique des très nombreux travaux parus dans le courant du XIX[e] siècle sur la germination des Palmiers consistait à considérer successivement les divers sujets d'étude qui se sont présentés à nous au cours de nos recherches et à montrer, à propos de chacun d'eux, les résultats auxquels, dans l'ordre chronologique, sont arrivés les divers auteurs. Nous nous occuperons tout d'abord de l'histoire morphologique de la germination, pour considérer ensuite successivement l'embryon et les diverses parties de la plantule en voie de germination.

1° *Morphologie de la germination.*

En 1811, RICHARD (2), étudiant la germination des embryons monocotylédonés, remarquait que les uns, lorsqu'ils germent,

(1) Gærtner, *De fructibus et seminibus*, 1788.
(2) L.-C. Richard, *Analyse botanique des embryons endorhizes* (Ann. du Mus., t. XVII, p. 455).

s'allongent considérablement, allant enterrer plus ou moins profondément la jeune plante ou, ce qui revient au même, soulèvent de cette façon la graine au-dessus du sol, tandis que les autres développent leur plantule tout contre la graine. Il avait désigné ces types respectivement par les termes de *germination rémotive* et *germination admotive*.

De 1823 à 1850 apparut le grand ouvrage de MARTIUS (1). Le célèbre botaniste de Munich s'était consacré à l'étude de la flore tropicale, qu'il étudia au cours de ses voyages au Brésil. Les Palmiers retinrent spécialement son attention et l'on peut dire qu'il donna à leur étude bon nombre des meilleures heures de sa vie scientifique. L'*Historia naturalis Palmarum*, publiée avec la collaboration de HUGO VON MOHL pour la partie aatomique, et de UNGER pour la partie paléontologique, est le résultat de ces longues études. C'est le plus beau monument qui existe sur l'histoire des Palmiers.

MARTIUS fit, chez les Palmiers, la même observation que Richard avait faite, en général, chez les Monocotylédones : il remarqua que les plantules de *Chamædorea Schiedana*, d'*Areca alba* et d'*Areca rubra* se développent tout contre la graine, tandis que celles de *Phœnix*, *Chamærops*, *Brahea*, *Arenga*, *Hyphæne* se développent loin de la graine. Martius distingua ces deux modes sous les noms de *germinatio admotiva* et de *germinatio remotiva* sans faire allusion au travail antérieur de Richard, qui lui échappa probablement.

En outre, Martius remarqua que les germinations rémotives peuvent être classées en deux catégories. Si l'on considère un *Phœnix* germant, on voit que le pétiole du cotylédon s'ouvre vers la partie inférieure, formant à la gemmule une gaine ; Martius a désigné sous le nom de *germinatio remotiva tubulosa* les germinations présentant ce caractère. D'autres germinations chez lesquelles, au contraire, le pétiole cotylédonaire s'insère à la base d'une gaine ascendante entourant la gemmule ont été désignées par le nom de *germinatio remotiva ocreata* (*Brahea*, *Chamæropis*). Les germinations admotives sont toujours pourvues d'un ocrea.

(1) Martius, *Historia naturalis Palmarum*. (Munich, 1823-1850.)

Ces observations sont capitales au point de vue de la morphologie externe de la germination des Palmiers et elles ont été citées par tous les auteurs qui se sont occupés de ce sujet.

Il en résulte qu'en somme, les germinations de Palmiers peuvent être admotives, rémotives et pourvues d'un ocrea, rémotives et pourvues d'une gaine cotylédonaire tubuleuse.

Ce sont ces trois types que M. H. MICHEELS (1) désigne sous les noms de *type Dyctiosperma*, *type Sabal*, et *type Phœnix*. Les types désignés ainsi par cet auteur n'ont de nouveau que le nom. En outre, il remarque que chez certaines germinations rémotives tubulées, la gaine présente de chaque côté du bourgeon, lorsque celui-ci s'est échappé, une petite languette provenant d'une prolifération des bords de la fente cotylédonaire. Cette remarque avait été faite, deux ans auparavant, par GEHRKE (2).

KLEBS (3), dans son importante étude sur la germination, fait rentrer les Palmiers dans le type I des Monocotylédones, ce type étant ainsi défini : « La racine principale « sort d'abord en croissant activement, le cotylédon reste « attaché par une extrémité dans la semence et s'échappe par « l'autre au dehors, formant une courte gaine. »

Nous verrons, au cours de ce travail, ce qu'on doit penser de cette manière de concevoir la morphologie de la germination des Palmiers.

Un peu plus tard, PFITZER (4), dans un mémoire très complet, a étudié d'une façon détaillée les procédés par lesquels il est possible à l'embryon germant de se faire jour au travers de l'enveloppe dure de la graine. Il a également publié une liste très importante d'espèces de Palmiers classées d'après leur mode de germination.

(1) H. Micheels, *Recherches sur les jeunes Palmiers* (Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale de Belgique, t. LI, 1889).

(2) Gehrke, *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Palmenkeimlingen* (Inaug. diss., 29 p. Berlin, 1887).

(3) Klebs, *Morphologie und Biologie der Keimung* (Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen. Leipzig, 1881-85).

(4) Pfitzer, *Ueber Früchte, Keimung und Jugendzustände einiger Palmen* (Ber. d. d. Bot. Ges., 1885, p. 32).

Ces divers travaux nous donnent le tableau exact de l'état de nos connaissances en ce qui concerne le sujet qui nous occupe. L'étude de la sortie de la germination au travers du tégument de la graine semble avoir été faite par Pfitzer d'une façon définitive; d'autre part la classification de Klebs implique une interprétation qui, nous le verrons, était très difficile à soutenir sans le concours de l'anatomie, et enfin le travail de Martius a établi dans les modes de germination de Palmiers des divisions capitales qui doivent être conservées et dont l'étude anatomique fera ressortir encore mieux toute l'importance.

Enfin, pour être complet, il convient d'ajouter qu'un grand nombre de figures représentant la germination de divers Palmiers se trouvent éparses dans les travaux de Mirbel (1), Mohl (2), Gaudichaud (3), Karsten (4), Sachs (5), Micheels (6), Wittmack (7), Schlickum (8), etc.

2° *Anatomie de l'embryon.*

Les premières études précises faites sur l'embryon des Monocotylédones et, accessoirement, sur celui des Palmiers datent du commencement du siècle, à l'époque où de Mirbel, Cl. Richard et A. de Jussieu discutaient sur les caractères qui distinguent les Monocotylédones des Dicotylédones et sur la signification morphologique du cotylédon unique de l'embryon des Monocotylédones. Ce sont ces discussions que l'école de Kew a remises aujourd'hui à l'ordre du jour. Cl. Richard (9) pensait que

(1) Mirbel, *Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédones des plantes dicotylédones* (Ann. Mus., 1809, t. XIII, p. 54); et *Nouvelles notes sur le Cambium extraites d'un mémoire sur la racine de Dattier* (Mém. de l'Institut de France, 1839).

(2) Mohl, *De Palmarum structura*, dans Martius, *loc. cit.*

(3) Gaudichaud, *Recherches sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux* (Mém. de l'Acad. des Sc., t. VIII des Savants étrangers, 1841).

(4) Karsten, *Vegetationsorgane der Palmen* (Abhandl. d. k. Akad. de Wiss. Berlin, 1847, p. 73).

(5) Sachs, *Traité de Botanique*.

(6) H. Micheels, *loc. cit.*

(7) Wittmack, *Die Keimung der Cocosnuss* (Ber. d. d. bot. Ges., Bd XIV, 1896, p. 145-150).

(8) Schlickum, *Morphologischer und Anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen von Monocotylen* (Bibliotheca Botanica, Heft 35, 1896, 88 p., 5 tabl.).

(9) R. Cl. Richard, *loc. cit.*, et *Analyse du fruit*. (Paris, 1808.)

l'embryon des Monocotylédones est indivis et qu'il ne présente à l'extérieur ni solution de continuité, ni fente, et qu'enfin la gemmule n'était jamais dans l'axe de l'embryon, et qu'elle devait, pour sortir, déchirer le tissu qui la sépare de l'extérieur.

Pour MIRBEL (1), la plumule n'existe que lorsque l'embryon a commencé à germer et enfin A. DE JUSSIEU (2), en 1839, montre au contraire que tous les embryons monocotylédonés possèdent une fente, vis-à-vis de laquelle on trouve, à l'intérieur, la gemmule. Pour cet auteur, cette fente n'est pas autre chose que l'endroit où se rencontrent les deux bords de la feuille cotylédonaire repliée sur elle-même.

La même année, nous entrons, avec un autre travail de MIRBEL (3), dans la phase des études spéciales. Cet auteur a figuré des coupes longitudinales (fig. 2) et transversales d'un embryon de Dattier, sur lesquelles on peut voir la gemmule (4) incluse dans une cavité située dans l'axe de l'embryon, cette cavité communiquant avec l'extérieur par une fente visible sur une coupe transversale. On distingue les faisceaux du cotylédon (*ta*, fig. 2) et l'épiderme général recouvrant l'embryon d'une façon continue, de même que la cavité où se trouve la gemmule (*g*, fig. 2) et les parois de la fente cotylédonaire.

Malheureusement MIRBEL, dans ce travail, se préoccupe surtout de la différenciation des éléments aux dépens du cambium, qu'il considère comme une matière amorphe, source de toute organisation. Les dessins sont exécutés avec une précision et un souci de l'exactitude des moindres détails que nous ne retrouverons que dans les dessins de MOHL (5), beaucoup plus instructifs que ceux des auteurs plus récents.

MOHL a figuré des coupes longitudinales et transversales d'embryons de *Mauritia flexuosa*, *Phœnix dactylifera* et *Sagus tædigera*. Il ne figure pas de radicule chez le Dattier, mais il en représente une chez les deux autres espèces. Ces radicules sont

(1) Mirbel, *loc. cit.*

(2) A. de Jussieu, *Mémoire sur les embryons monocotylédonés* (Ann. Sc. nat., 2e série, t. XI, 1839, p. 341).

(3) Mirbel, *Nouvelles notes*, etc. (Voy. plus haut endroit cité).

(4) Mirbel, figurant dans ce travail un embryon avec une gemmule dont la première feuille est développée, avait dû revenir sur l'opinion qu'il exprimait en 1809.

(5) Mohl, *loc. cit.*

complètement entourées par le tissu du « corps cotylédonaire » et vis-à-vis de leur pointe se trouvent des cellules formant une zone plus claire, que MOHL a désignée sous le nom de *zone hyaline* (fig. 3). Il a constaté la présence d'une fente cotylédonaire et

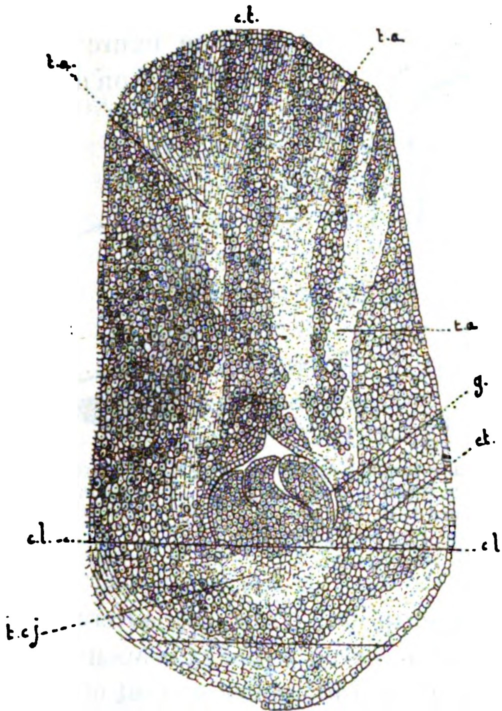


Fig. 2. — Figure de MIRBEL représentant une coupe longitudinale de l'embryon du Dattier (1839). *c.t.*, cotylédon ; *t.c.j.*, tissu composé de cellules courtes et jeunes ; *g.*, gemmule ; *c.l.*, cloisons ; *t.a.*, cellules allongées.

représente l'embryon du *Phœnix dactylifera* entouré d'un épiderme continu.

Dans les travaux ultérieurs, nous n'allons plus rencontrer que des schémas plus ou moins exacts d'embryons.

KARSTEN (1) a figuré des schémas de coupes longitudinales d'embryons d'*Iriartæa præmorsa* Kl. étudiés à différents âges ; sur l'une des figures la fente cotylédonaire est bien visible.

PAYER (2) a essayé de délimiter d'une façon plus précise les divers tissus de l'embryon en publiant une figure d'un embryon

(1) Karsten, *loc. cit.*
(2) Payer, *Organographie.* (Paris, 1862, p. 247.)

de Dattier dans lequel le cotylédon (fig. 4), en forme de cloche, est soulevé au-dessus d'une tigelle large et plate portant en son centre une gemmule courte et au-dessous d'elle une radicule formée d'un cône très aplati.

Seize ans plus tard seulement, M. Ch. Flahault (1) publiait une figure schématique de l'embryon du Dattier, accompagnée d'une description. Pour cet auteur, la radicule est réduite à un cône de parenchyme sans aucune différenciation, recouvert par une gaine radiculaire, le tout étant complètement entouré par un épiderme absolument continu.

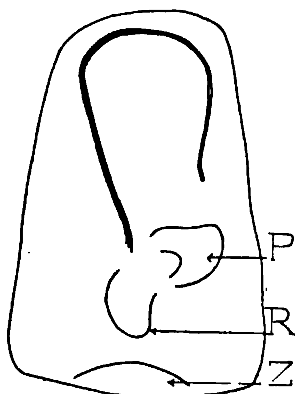


Fig. 3. — Schéma d'une coupe longitudinale d'un embryon de *Mauritia flexuosa*, exécuté d'après la figure de Mohl (*Historia naturalis Palmarum*, Tab. 0-1). P. Plumule; R, radicule; Z, zone hyaline.

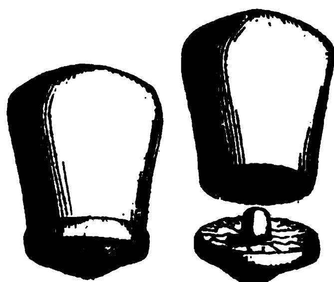


Fig. 4. — Figure de Payer, représentant l'embryon du Dattier (1862).

En 1884, M. Godfrin (2) décrivait sommairement l'embryon du *Latania Borbonica* (fig. 5) et figurait schématiquement la course des faisceaux dans le cotylédon. Il remarquait que les cellules du cotylédon sont plus grandes au centre qu'à la périphérie et qu'elles laissent entre elles des méats.

Deux petites notes de M. H. Micheels (3) nous apprennent que la forme extérieure des embryons de Palmiers n'a aucun

(1) Ch. Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les phanérogames* (Thèse de la Fac. des Sc. de Paris, 1878).

(2) Godfrin, *Anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen* (Ann. des Sc. nat., 6e série, t. XIV, 1884, p. 1).

(3) H. Micheels, *De la présence de raphides dans l'embryon de certains Palmiers* (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e série, t. XXII, 1891, n° 11, p. 391-392). — *Sur la forme des embryons de Palmiers* (Bull. Soc. bot. de Belgique, t. XXXI, 1892, p. 174-178).

rapport avec la classification et, chose plus intéressante, que quelques-uns d'entre eux (*Ptychosperma Alexandra*, *Caryota*) contiennent des raphides d'oxalate de calcium.

M. OSENBRÜG (1) nous apporte enfin une remarque nouvelle depuis le travail de MOHL ; il découvre le premier la courbure de l'axe de la plantule dans l'embryon de certains Palmiers et notamment de l'*Areca Catechu* L. En outre, il observe à nouveau, dans un grand nombre d'embryons, des raphides d'oxalate de calcium.

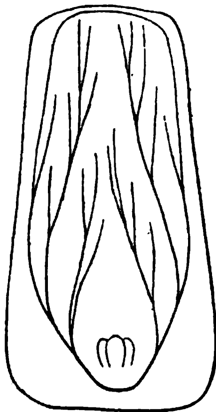


Fig. 5. — Figure de M. GODFRIN, représentant une coupe longitudinale schématique de l'embryon du *Latania Borbonica* (1884).

Enfin le travail dernier venu en date, dans lequel se trouve décrit un embryon de Palmier, est celui de SCHLICKUM (2). L'auteur a figuré le schéma d'une coupe longitudinale d'un embryon de *Washingtonia robusta*, dans lequel il n'a pas remarqué la courbure de l'axe de la plantule.

Toute cette longue série de travaux nous a amené à nous faire de l'embryon des Palmiers l'idée suivante : c'est un corps de forme cylindrique, conique, ou cylindro-conique, composé en grande partie par le cotylédon dont la limite précise n'a pas été bien tracée, sauf par PAYER. Il est parcouru par un appareil conducteur non encore bien différencié (FLAHAULT) qui va se ramifiant de bas en haut (GODFRIN). La gemmule et la radicule sont parfois courbées l'une sur l'autre (OSENBRÜG). La gemmule, en général assez bien différenciée, est située dans une cavité du cotylédon, au-dessous d'une fente que possède celui-ci (MIRBEL, MOHL, KARSTEN, GODFRIN, OSENBRÜG).

La radicule est réduite à un court cône de parenchyme parfois sans différenciation (FLAHAULT), parfois au contraire assez bien visible (MOHL). Elle est située assez profondément (MOHL) et isolée de l'extérieur par une sorte de coiffe ou gaine (FLAHAULT). Tout l'embryon est recouvert d'un épiderme, qui est continu

(1) Osenbrüg, *Ueber die Entwickelung des Samens der* Areca Catechu *L. und die Bedeutung der Ruminationen* (Dissert. inaug., Marbourg, 1894).
(2) Schlickum, *loc. cit.*

même vis-à-vis de la pointe de la radicule (Mohl et surtout Flahault).

Enfin les cellules du cotylédon sont plus grandes au centre de l'organe qu'à sa périphérie (Godfrin) et certains embryons contiennent des raphides d'oxalate de calcium (Micheels, Osenbrüg).

Cet aperçu permet de penser qu'une étude anatomique plus détaillée de l'embryon pouvait être fructueuse, surtout si l'on prenait soin de rechercher quelles sont les limites exactes du cotylédon et des différentes parties de la radicule, qu'aucun auteur n'avait encore réussi à déterminer d'une façon précise. C'est ce qui a été tenté au cours du présent travail.

3° *Développement du cotylédon.*

Mirbel (1), observant une germination de *Caryota*, remarqua le premier le développement des faisceaux libéro-ligneux, au sein du pétiole cotylédonaire.

Mohl (2) montra qu'au moment de la germination, le pétiole cotylédonaire s'allonge, et que le suçoir se forme par grossissement des cellules qui le composent, en même temps que se produisent des méats intercellulaires.

Karsten (3) admit que le pétiole cotylédonaire s'allonge par augmentation du nombre de ses éléments.

Enfin nous arrivons au mémorable travail de Sachs (4), consacré principalement à l'étude micro-chimique de la digestion de l'endosperme. L'illustre physiologiste eut à considérer, à ce propos, la croissance du cotylédon et la décrivit comme due à la fois à l'augmentation de volume des cellules de cet organe, et aussi, pour une très grande part, aux cloisonnements tangentiels très actifs de l'assise sous-épidermique. L'épiderme, pour suivre cette croissance, se cloisonne abondamment dans le sens radial.

Gris (5), également au cours d'une étude micro-chimique, a

(1) Mirbel, *Nouvelles recherches sur les caractères*, etc.
(2) Mohl, *loc. cit.*
(3) Karsten, *loc. cit.*
(4) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Bot. Zeit., 1862).
(5) A. Gris, *Recherches chimiques et physiologiques sur la germination* (Ann. Sc. nat. Bot., 5e série, t. II, 1864, p. 1-123, 14 pl.

confirmé les observations de Sachs en ce qui concerne le mode de croissance du suçoir. Ce résultat est également confirmé par Ebeling (1) qui remarqua en outre que les cellules de l'épiderme du cotylédon sont allongées tangentiellement.

M. Godfrin (2) a fait, en 1884, une étude très complète du cotylédon du *Latania Borbonica*. Le pétiole cotylédonaire s'allonge, grâce à l'allongement de ses éléments. Le suçoir commence alors à se renfler, mais « l'accroissement n'est pas « produit par la multiplication des cellules sous l'épiderme, « comme l'a vu M. Sachs pour le Dattier, mais par l'accrois- « sement de volume des cellules ».

Celles-ci peuvent en effet, d'après M. Godfrin, atteindre jusqu'à huit fois leurs dimensions à l'état de repos.

Le suçoir garde toujours un épiderme, allongé radialement, et qui se cloisonne pour suivre l'accroissement de l'organe qu'il recouvre. Sur le pétiole cotylédonaire au contraire, l'épiderme s'exfolie et il se forme une couche de liège. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux n'augmente pas pendant la germination. Ils sont disposés en cercle dans le pétiole, en ellipse un peu plus bas et enfin en fer à cheval dans la gaine cotylédonaire.

Au point de vue anatomique, ces faisceaux s'accroissent d'abord par le jeu d'une couche génératrice, puis ils se différencient. Ceux du pétiole et de la gaine ont une gaine externe de soutien formée de fibres, tandis que ceux du suçoir n'en possèdent pas. Les faisceaux possèdent toujours plus de liber que de bois.

M. G. Firtsch (3) a observé que le système aérifère du suçoir est très développé. Le pétiole cotylédonaire s'effiloche par sa partie superficielle et l'assise sous-jacente forme des poils isolés. L'auteur a également observé des stomates sur le pétiole cotylédonaire, au voisinage de la graine. Les faisceaux sont pourvus de gaines protectrices.

(1) Ebeling, *Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen* (Inaug. dissert. Berlin, 1884, et Flora, 1884).

(2) Godfrin, *loc. cit.*

(3) G. Firtsch, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen uber die Keimpflanze der Dattelpalme* (Sitz. ber. der K. K. Akad. der Wiss zu Wien, Abt. I, Bd XCIII, 1886, 13 p., 1 pl.).

M. Gehrke (1) étudia la germination de onze espèces de Palmiers. En ce qui concerne la croissance en volume du cotylédon, il pense, comme Sachs, qu'elle est due au cloisonnement actif des cellules sous-épidermiques. L'épiderme est très cloisonné radialement.

Au point de vue anatomique, le suçoir ne présente pas de méats lorsqu'il est jeune, mais seulement lorsqu'il a acquis un développement plus complet.

Le pétiole cotylédonaire possède, dans le bas, à sa périphérie, plusieurs rangées de cellules petites et à parois minces, et une seule rangée vers le haut.

La course des canaux aérifères est différente, dans les espèces étudiées, de ce qu'elle est dans le Dattier et enfin les faisceaux du pétiole cotylédonaire n'ont jamais ici présenté de gaine.

M. H. Micheels, en 1889, a remarqué à nouveau la présence de stomates sur certains pétioles cotylédonaires et la présence, sur le pétiole cotylédonaire des *Livistona,* de cellules épidermiques prolongées en poils, particularité qui se retrouve chez certaines germinations rémotives à ocrea. Enfin, contrairement à Gehrke, il trouve que les faisceaux libéro-ligneux du pétiole cotylédonaire sont entourés de gaines scléreuses.

M. Schlickum (2) a étudié la germination du *Washingtonia robusta.* Il ne trouve l'épiderme ni très allongé dans le sens radial comme le dit Gehrke, ni allongé dans le sens tangentiel comme l'a observé Ebeling. L'épiderme du pétiole cotylédonaire est allongé tangentiellement, surtout près de la graine, et ne se prolonge pas en poils absorbants. Les faisceaux n'ont pas de gaine et forment un cercle plus large à la partie supérieure du pétiole qu'à la partie inférieure.

J'ai orienté surtout mes recherches dans le but d'étudier d'une façon aussi précise que possible le mode de croissance du pétiole cotylédonaire et surtout du suçoir. En effet, pour Sachs, Gris, Ebeling, Gehrke, cet organe s'accroît non seulement par l'augmentation des dimensions de ses cellules, mais encore par les cloisonnements de l'assise sous-épidermique. M. Godfrin pense au contraire que la croissance du limbe

(1) O. Gehrke, *loc. cit.*
(2) Schlickum, *loc. cit.*

cotylédonaire suffit à causer l'augmentation considérable de son volume. Les particularités anatomiques des divers pétioles cotylédonaires m'ont paru d'une importance secondaire, aussi y ai-je apporté une moins grande attention.

Je ne voudrais pas clore le paragraphe traitant de l'historique du cotylédon sans rappeler à quelles discussions a donné lieu le suçoir du Cocotier (*Cocos nucifera*).

Ce suçoir, qui envahit petit à petit la cavité de la noix de coco, avait été décrit en 1859 par Porte (1), qui le considérait comme une combinaison de l'endosperme avec l'eau. Gaudichaud (2), qui a figuré la germination de divers cocotiers, considère cette « pomme » comme le limbe cotylédonaire tuméfié.

Pour Poiteau (3), il n'y a pas ici de cotylédon et cette masse n'est pas autre chose que la radicule, jouant un rôle spécial.

Jessen (4), Warming (5), et en dernier lieu Wittmack (6) ont remis les choses au point en restituant à la « pomme de coco » l'interprétation morphologique qui lui convient.

4° *Racine et gaine radiculaire.*

Karsten (7) considérait que, chez les Palmiers, il y a rarement une racine principale, celle-ci étant remplacée par des racines latérales. De toutes façons la première racine ne s'allonge que lorsque le pétiole s'est lui-même allongé.

Dans un travail postérieur, le même auteur (8), montrant l'importance que présentent les divers procédés d'enracinement chez les Palmiers, a classé ceux-ci en quatre types.

1° Le type *Iriartæa* caractérisé par l'allongement des pre-

(1) Porte, *Ann. des Sc. nat.*, 4e série, t. XI, 1859.
(2) Gaudichaud, *loc. cit.*
(3) Poiteau, *Cours d'horticulture*, 1848.
(4) Jessen, *Ueber die Keimung der Cocosnuss* (Sitz. ber der Gesell. Naturf. Freunde. Berlin, 1878, p. 125).
(5) Warming, *Almindelig Botanik*, p. 275, fig. 140, 2e édit., 1886.
(6) Wittmack, *Die Keimung der Cocosnuss* (Ber. d. d. bot. Gesell., Bd XIV, 1896, p. 145-150).
(7) Karsten, *loc. cit.*
(8) Karsten, *Ueber die Bewürzelung der Palmen* (Linnæa, p. 601-608. Halle, 1856).

miers entre-nœuds. Les racines latérales naissent tout autour de la tige ainsi formée.

2° Le type *Copernicia*. Ici le pétiole cotylédonaire s'allonge beaucoup, allant enterrer profondément la jeune plante dont l'enracinement est ainsi de beaucoup facilité (*Phœnix*, *Scheelea*, *Attalea*).

3° Le type *Sabal*, chez lequel on observe une végétation en stolon croissant vers le bas pour s'enfoncer dans le sol. Des racines latérales se forment autour de ce stolon.

4° Le type *Cocos*. La germination se développe tout contre la graine, produisant d'abord des entre-nœuds très courts, se renflant à sa base et ne s'allongeant que beaucoup plus tard.

Gehrke (1) considère que la première racine est toujours pivotante. Elle meurt plus tard et elle est remplacée par des racines latérales.

Il a retrouvé les types 2, 3 et 4 de Karsten.

Enfin H. Micheels (2), en 1889, s'est occupé également de la production des racines. Certaines plantes possèdent une racine principale accompagnée de racines latérales grêles (*Phœnix*, *Trachycarpus*, *Chamærops*, *Caryota*, *Livistona*, *Latania*, etc.) ; d'autres pas de racines latérales du tout (*Dictyosperma*, *Sabal*, *Thrinax*, *Pritchardia*), pendant qu'enfin chez d'autres : « ces racines latérales sont, au contraire, très déve-
« loppées et aussi fortes ou presque aussi fortes que la racine
« principale, c'est-à-dire que cette racine principale est rapide-
« ment flétrie et remplacée par des racines latérales chez les
« *Kentia*... *Archontophœnix*... *Rhopalostylis*... *Euterpe*...
« *Howea*... *Nephrosperma*... *Hyophorbe*... *Geonoma*... *Calyp-*
« *tronoma*... *Desmoncus*... »

Il est inutile d'insister sur le peu de précision de ce dernier paragraphe. Il semble d'ailleurs qu'en général, une certaine obscurité règne sur les descriptions des premières phases de l'enracinement des Palmiers. La cause en est sans doute que les observateurs ont eu affaire à des germinations trop âgées et ne se sont pas inquiétés des premiers stades de la germination.

(1) Gehrke, *loc. cit.*
(2) H. Micheels, *Recherches sur les jeunes Palmiers.*

L'incertitude est encore plus grande en ce qui concerne la structure de la radicule embryonnaire, son développement, et la présence ou l'absence d'une gaine radiculaire.

Mohl (1) se contente de dire que la radicule, séparée de l'extérieur par du parenchyme cotylédonaire, doit déchirer celui-ci pour sortir à l'extérieur.

Karsten (2) remarque que certains Palmiers n'ont pas de coléorhize (*Phœnix*, *Sabal*, *Hyphœne*).

Il pense que, pour ceux qui en possèdent une, elle sert à digérer les tissus de la graine qui séparent l'embryon de l'extérieur.

Pour Payer (3) et pour Sachs (4), il semble au contraire, d'après la figure du premier de ces auteurs que nous avons reproduite ici et la figure bien connue du second, que, chez le Dattier, la gaine radiculaire soit absente. Cela vient corroborer l'opinion de Karsten.

M. Flahault (5) tend au contraire à admettre la présence de cette gaine dans les genres *Phœnix* et *Cocos*.

Il y a lieu encore de rappeler ici que Klebs (6) considère que, au début de la germination, c'est la radicule qui apparaît la première, ce qui exclurait toute idée de la présence d'une gaine radiculaire, toutes les parties de la plantule des Palmiers étant portées au dehors de la graine et sans exfoliation préalable par l'allongement du pétiole cotylédonaire. La question de savoir s'il existe une gaine radiculaire, et quels sont ses rapports avec la radicule, restait donc entière. Aussi a-t-elle, en raison de son importance, été l'objet d'une grande partie de mes investigations au cours de ce travail.

La structure de la racine développée a été très bien étudiée par un grand nombre d'auteurs : Mirbel (7), Mohl (8),

(1) Mohl, *loc. cit.*
(2) Karsten, *Vegetationsorgane* (ouvrage cité).
(3) Payer, *loc. cit.*
(4) Sachs, *loc. cit.*,
(5) Flahault, *loc. cit.*
(6) Klebs, *loc. cit.*
(7) Mirbel, *Nouvelles notes sur le Cambium...* (Ouv. cité).
(8) Mohl, *loc. cit.*

Karsten (1), Schwarz (2), Firtsch (3), Gehrke (4), H. Micheels (5), Gillain (6), Eric Drabble (7).

La bibliographie complète de cette question, que nous avons laissée de côté au cours de notre travail, se trouve indiquée, d'une façon très soignée, dans l'excellent travail de M. E. Drabble.

De tout ceci, nous retiendrons seulement que Schwarz a signalé l'absence de poils absorbants chez le Dattier; Micheels n'en a trouvé que chez les *Hyophorbe* et les *Trachycarpus*, fait reconnu également pour cette dernière espèce par Gillain. Enfin M. Drabble a constaté l'irrégularité fréquente de cette assise pilifère.

La naissance et l'origine des racines latérales ont été étudiées par Mohl (8), Borzi (9) et Drabble (10), qui ont vu qu'elles digèrent le tissu cortical pour sortir à l'extérieur. Les radicelles naissent de la même façon (11).

M. Pirotta (12) a étudié la marche de la différenciation des éléments vasculaires dans la racine. Il arrive à cette conclusion que la différenciation de ces éléments est centrifuge.

Enfin, l'étude du méristème terminal de la racine nous retiendra un peu plus longtemps.

M. Treub (13) a étudié la racine du *Cocos flexuosa* et a trouvé une confusion complète des initiales à son sommet.

(1) Karsten, *Die Vegetationsorgane...* (Ouvr. cité).

(2) Schwarz, *Die Wurzelhaare der Pflanzen* (Unters. aus. dem Bot. Inst. Tübingen, Heft II, 1881, p. 135-187).

(3) Firtsch, *loc. cit.*

(4) Gehrke, *loc. cit.*

(5) H. Micheels, *Recherches*, etc... (Ouvr. cité).

(6) Gillain, *Beiträge zur Anatomie der Palmen und Pandaneen Wurzeln* (Bot. Centralblatt, 1900, Bd LXXXIII, nos 11, 12, 13).

(7) E. Drabble, *On the Anatomy of the roots of Palms* (Trans. of the Linnean Society of London, vol. VI, part X, 2e série, Bot., oct. 1904).

(8) Mohl, *loc. cit.*

(9) Borzi, *Formazione delle radice laterale nelle Monocotiledoni* (Malpighia, anno I, 1887, Heft 3).

(10) Eric Drabble, *loc. cit.*

(11) Van Tieghem et Douliot, *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. Sc. nat., 7e série, VIII, 1888, p. 1-60).

(12) Pirotta, *Ricerche ed osservazioni interno alla origine ed alla differenziazione degli elementi vascolari primari nella radice delle Monocotiledoni* (Ann. di Botanica, vol. I, fasc. 5, 1903).

(13) Treub, *Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones.* (Leyde, 1876.)

Ces résultats sont confirmés par ceux de M. Flahault (1), obtenus en étudiant le *Phœnix dactylifera*, le *Trachycarpus Fortunei* et le *Sabal Adansonii*.

Une figure inédite de M. Flahault, représentant l'extrémité radiculaire du *Phœnix dactylifera*, a été publiée par M. Olivier (2) en 1880.

M. Borzi (3) a fait une étude des méristèmes des racines latérales des Monocotylédones qui l'a amené à d'intéressantes conclusions : « Chez les Palmiers il y a tendance, dans les trois histogènes fondamentaux du méristème, à prendre depuis le commencement une indépendance complète entre eux. Une telle condition cesse bientôt et le cône, en définitive, s'accroît par le fonctionnement des initiales communes. »

La présence d'un groupe commun d'initiales a été, d'autre part, chez les racines adultes, confirmée par Cormack (4), Gillain (5) et E. Drabble (6). Nous avons également, au cours de ce travail, porté notre attention sur le mode de fonctionnement des méristèmes radiculaires.

5° *Gemmule et gaine cotylédonaire.*

Je n'ai étudié que le développement de la gaine cotylédonaire, laissant de côté celui des jeunes feuilles qui, aussi bien au point de vue morphologique (7) qu'au point de vue anatomique (8), a déjà fait l'objet de nombreuses recherches dont nous citons ci-dessous les principales (1 et 2).

(1) Flahault, *loc. cit.*
(2) L. Olivier, *Appareil tégumentaire des racines* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XI, 1880).
(3) Borzi, *loc. cit.*
(4) Cormack, *On polystelic roots of certain Palms.* (Trans. linn. Soc., 2e série, Bot., 5, 1896, p. 275-286).
(5) Gillain, *loc. cit.*
(6) E. Drabble, *loc. cit.*
(7) Pfitzer, *loc. cit.* — Micheels, *Recherches*, etc. (Ouvr. cité).
(8) A. W. Eichler, *Zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter* (Abhand. der K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1885). — Naumann, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter* (Flora, LXX, 1887, n° 13, p. 193).

CHAPITRE III

Étude de la Germination de l'ARCHONTOPHOENIX CUNNINGHAMIANA W. et Dr. et du PHOENIX CANARIENSIS Hort.

§ 1. — Description de l'embryon.

A. *Archontophœnix Cunninghamiana.*

La graine mûre de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr. est de forme ovoïde et possède un albumen ruminé. Elle provient du développement d'un ovule anatrope, son micropyle est donc voisin de son hile, et c'est par conséquent près du point d'attache de la graine que nous allons trouver l'embryon.

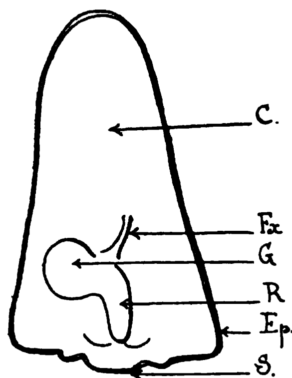


Fig. 6. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. C, cotylédon ; *Fx*, faisceau du cotylédon ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule ; *Ep*, épiderme du cotylédon ; S, trace du suspenseur.

Celui-ci (fig. 6) a la forme d'un cône dont la base est tournée vers l'extérieur de la graine, et la plus grande partie de sa masse est formée par le cotylédon (fig. 6).

L'embryon contient, vers sa base, une plantule courbe dont la radicule est tournée vers l'extérieur et coïncide à peu près avec l'axe du cône embryonnaire (R, fig. 6). La gemmule (G, fig. 6) a son axe dirigé latéralement : cet axe fait, avec celui de la radicule, un angle d'environ 90°.

L'embryon est entouré d'un épiderme général, composé d'éléments très réguliers (Ep, fig. 6). Cette régularité disparaît vis-à-vis de la pointe de la radicule où des cellules (S, fig. 6), faisant suite à celles de l'épiderme, semblent en relations beaucoup plus étroites avec les cellules plus internes, dont elles continuent les séries, qu'avec les cellules épidermiques voisines. Je vois dans ce massif de cellules la trace du suspenseur.

Nous étudierons successivement la structure de ces diverses parties, à savoir: le cotylédon. la plantule et l'épiderme.

Cotylédon. — Le cotylédon forme, comme nous l'avons dit, la plus grande partie de la masse de l'embryon. Il est directement en contact, par son épiderme, avec l'albumen de la graine, et entoure la plantule.

La gemmule est, par sa partie postérieure, en continuité avec le tissu cotylédonaire, mais ses parties latérales et antérieure sont complètement détachées du cotylédon. Celui-ci présente une fente orientée suivant une génératrice du cône embryonnaire (fig. 7). Au-dessous de cette fente se trouve la cavité dans laquelle est située la gemmule. La fente et la cavité sont recouvertes par l'épiderme (Ep, fig. 7) du cotylédon, qui se relie ainsi à celui de la gemmule.

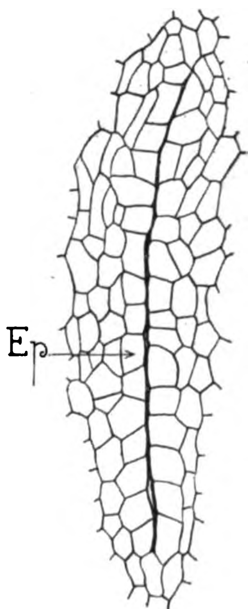


Fig. 7. — Coupe longitudinale de l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* faite suivant un plan perpendiculaire à l'axe de la gemmule et montrant la fente cotylédonaire tapissée par l'épiderme *Ep* du cotylédon. Gr. 280.

Il est par contre très difficile de délimiter le tissu du cotylédon de celui de la radicule ; nous essaierons de le faire en étudiant celle-ci.

Le cotylédon est formé par de nombreuses files de cellules qui, vues en coupe transversale, se présentent sous forme de polygones à angles mousses, laissant entre eux des méats, sauf dans la partie supérieure, dans la région comprise entre les faisceaux et l'épiderme (fig. 21, I). En coupe axiale, apparaissent de nombreuses séries longitudinales de cellules, particulièrement nettes vers la pointe du cotylédon (Pl. III, fig. 1) et se continuant de chaque côté de la gemmule et de la radicule. Les éléments de ces séries ont une section polygonale, parfois rectangulaire, sont souvent allongées dans le sens longitudinal et laissent entre eux des méats.

Le cotylédon est parcouru par de jeunes faisceaux qui sont très nombreux à la partie supérieure du cotylédon (17 environ).

Ces faisceaux sont peu différenciés, formés d'éléments fermés très allongés qui, sur une coupe transversale, présentent une orientation marquée en séries radiales, semblant provenir de cloisonnements (Fx, fig. 20, I et II).

Si l'on s'approche de la base, on constate que le nombre des faisceaux diminue de plus en plus parce qu'ils se réunissent entre eux, deux à deux, un grand nombre de fois. Ils s'éloignent en même temps de la surface du cotylédon. A la fin il n'en reste plus que quatre qui, par leur disposition,

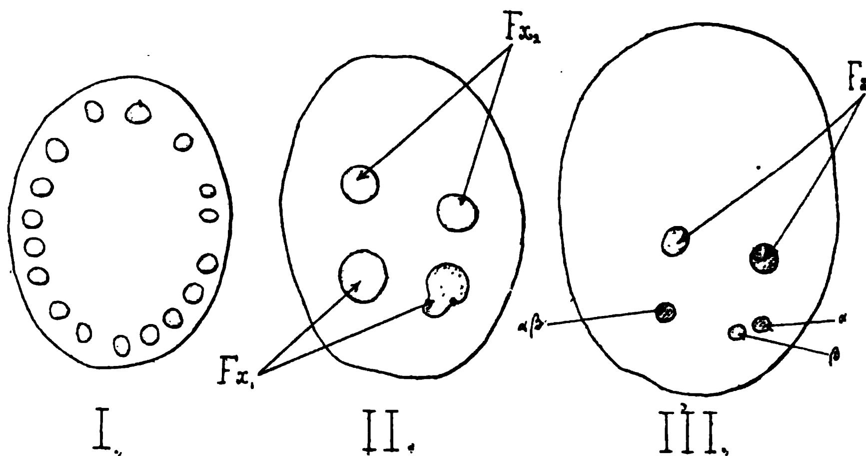


Fig. 8. — Coupes transversales schématiques de l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*, montrant la disposition des faisceaux. (La notation de ceux-ci correspond aux schémas de la figure 9.) I, partie supérieure du cotylédon; II, III, parties de plus en plus voisines de la gemmule.

donnent à la partie correspondante de l'embryon une symétrie bilatérale (fig. 8, II et III).

Cette symétrie disparaît vers la pointe du cotylédon (fig. 8, I), mais elle se retrouve plus nettement dans les régions où est située la plantule.

Quels sont maintenant les rapports de ces faisceaux avec la plantule? La chose est assez compliquée et j'ai cherché à lui donner quelque clarté en construisant, avec le plus de rigueur possible, les schémas I et II de la figure 9. J'ai supposé l'embryon transparent et j'ai figuré, à l'intérieur, la plantule avec sa gemmule en G et le cylindre central de sa radicule en R. Dans le schéma I, la plantule est vue par l'une de ses faces

latérales. Je n'ai figuré que la moitié des faisceaux, ceux qui se trouvent situés entre la plantule et l'observateur. Ils se réunissent en deux branches Fx_1 et Fx_2, lesquelles se

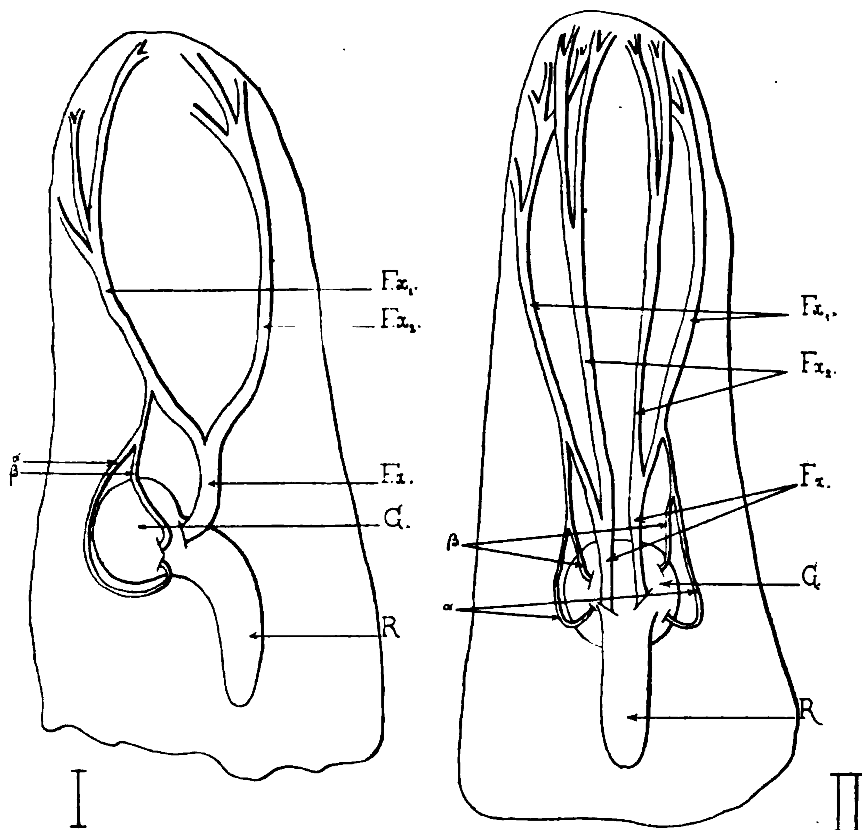


Fig. 9. — Schéma de la course des faisceaux dans l'embryon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana.* I, embryon vu de côté; II, embryon vu par derrière; G, gemmule; R, cylindre central de la radicule. (Explications dans le texte.)

réunissent à leur tour pour donner une branche unique Fx, après avoir émis deux petites branches α et β.

Le schéma II représente les mêmes choses, avec cette différence que la plantule est vue par derrière et que tous les faisceaux sont représentés.

Enfin, le cotylédon contient des raphides, qui se trouvent dans des cellules plus grandes que les autres et situées sur les côtés de la radicule.

Plantule. — Elle se compose d'une gemmule bien diffé-

renciée, comprenant deux feuilles engainantes, dont la première, bien développée, possède déjà un appareil conducteur rudimentaire pendant que la seconde, très peu développée, entoure le cône végétatif. Vers sa partie postérieure et sur ses parties latérales, elle reçoit les faisceaux du cotylédon (fig. 9, I et II). Comme nous l'avons dit plus haut, la gemmule est, vers sa base, en continuité avec le tissu du cotylédon.

Il est beaucoup plus difficile de distinguer les diverses parties de la radicule, dont la différenciation n'est pas, à beaucoup près, aussi nette. On ne voit en effet, sur une coupe passant par le plan de symétrie de l'embryon (Pl. I, fig. 1), qu'un massif de cellules allongées, dont la limite rigoureuse est assez difficile à établir. Ce massif, encore peu différencié, est le cylindre central de la radicule. Vers sa pointe, et s'étendant de chaque côté, se trouve une plage de cellules très petites, à membranes parfois très plissées, sensiblement isodiamétriques ; vis-à-vis de la pointe du cylindre central, elles se cloisonnent activement et elles se continuent le long et de chaque côté de celui-ci par des files de cellules très allongées. Ces dernières, avec une partie de la plage de jeunes cellules dont il vient d'être parlé, constitueront l'écorce, pendant qu'une autre partie de cette plage (la plus externe) formera la coiffe.

En coupe transversale, on voit que toutes ces cellules sont régulièrement disposées en séries radiales et allongées dans le sens de la longueur des séries. Il est impossible de fixer une limite précise entre ces jeunes tissus et celui du cotylédon, car il n'y a pas entre eux de brusque transition.

A l'extérieur de tout cet ensemble se trouvent des éléments, en tous points semblables à ceux du cotylédon, disposés en séries qui continuent celles des parties supérieures de ce dernier organe. Au cours du développement, ces cellules ne se cloisonnent pas, elles forment treize assises environ qui, séparant la radicule de l'extérieur, constituent à celles-ci une gaine radiculaire.

Épiderme général. — L'embryon est recouvert d'un épiderme sur toutes ses parties. Cet épiderme est très régulier, ses cellules sont allongées dans le sens radial vers la pointe du

cotylédon (ep., fig. 20), elles le sont moins vers les régions radiculaires. Il recouvre la cavité dans laquelle se trouve la gemmule et se trouve en continuité avec l'épiderme de celle-ci (Ep, fig. 7).

Cette régularité de l'épiderme disparaît à l'extrémité radiculaire de l'embryon. On trouve, en effet, en ce point un groupe de cellules à parois plus fortement épaissies, souvent peu allongées dans le sens longitudinal et dont le nombre et l'aspect varient beaucoup d'un individu à un autre. Ces cellules ne sont autre chose que le reste du suspenseur (Pl. I, fig. 1).

L'embryon contenu dans une graine mûre d'*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr. se compose donc d'une gemmule comprenant deux feuilles bien formées et d'une radicule dont le cylindre central seul est un peu différencié, la coiffe et l'écorce étant confondues. L'ensemble de la future plante (gemmule et radicule) est enveloppé complètement dans le tissu du cotylédon. La radicule est séparée de l'extérieur par une gaine radiculaire.

B. *Phœnix canariensis* Hort.

La graine des *Phœnix* est trop connue pour qu'il soit nécessaire d'en parler longuement ici. Chacun sait que, dans ce genre, l'embryon est situé sur l'une des faces latérales de la graine, bien que celle-ci provienne, comme la graine des *Archontophœnix*, du développement d'un ovule anatrope. L'extrémité radiculaire de l'embryon est tournée vers l'extérieur et perpendiculairement à la surface de la graine. Sa place est d'ailleurs marquée à l'extérieur par une petite empreinte circulaire visible sur le tégument : elle est située, ainsi que nous l'avons vu, à l'opposé de la longue fente, correspondant au raphé, qui partage en deux la graine des Palmiers du genre *Phœnix*.

L'embryon du *Phœnix canariensis* ne nous offre pas, surtout au premier abord, les mêmes caractères que celui de l'*Archontophœnix*, que nous venons de décrire. Son étude nous sera grandement facilitée si nous prenons soin d'examiner tout d'abord quelques embryons détachés de graines non mûres.

Embryons non mûrs. — Le plus jeune qu'il m'ait été donné d'observer était de forme conique (fig. 24, I), constitué par des files de cellules parenchymateuses, polygonales et sans méats. Ces files de cellules sont très régulièrement disposées dans la partie supérieure du cotylédon ; certaines d'entre elles, à éléments plus étroits et plus allongés que les autres (Fx, fig. 24, I), viennent se recourber sous la gemmule, d'où elles vont se perdre dans le cône encore peu différencié qui formera le cylindre central de la radicule (R, fig. 24, I). Ces files sont les futurs faisceaux libéro-ligneux du cotylédon.

La gemmule (G, fig. 24, I) est logée dans une petite cavité, au fond d'un repli du cotylédon, qui s'ouvre à l'extérieur par une fente orientée suivant une des génératrices du cône embryonnaire. La cavité contenant la gemmule, la gemmule elle-même et les parois de la fente sont tapissées par un épiderme en continuité avec celui du cotylédon (Ep, fig. 24, I). La gemmule ne nous offre alors qu'une feuille différenciée. Au-dessous de la gemmule se trouve la radicule (R, fig. 24, I), réduite pour le moment à son futur cylindre central, formé d'un cône de cellules dont les périphériques sont un peu plus étroites et plus allongées que les centrales et dans lequel viennent se perdre les faisceaux du cotylédon. Entre ce cône et l'extérieur se trouve un tissu ne présentant pas de différenciation spéciale. C'est un parenchyme à éléments polygonaux, disposés en files et tout à fait semblables aux éléments du cotylédon.

Le tout est entouré d'un épiderme formé de cellules légèrement allongées dans le sens radial et continu, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on peut observer la trace du suspenseur (S, fig. 24, I).

Ces choses sont très modifiées dans un embryon un peu plus âgé (fig. 24, II).

Dans une région de l'embryon située entre le futur cylindre central de la radicule et le suspenseur, des cloisonnements nombreux se sont produits. Ces cloisonnements forment la région M (fig. 24, II) tangente à la pointe du cylindre central (R, fig. 24, II) et séparée de l'extérieur par quelques assises de cellules (4 ou 5) qui ne se cloisonnent pas et ne se cloisonneront pas au

cours du développement ultérieur. Ces assises constituent la gain radiculaire.

Le développement se poursuivant, la région située vers les parties latérales du cylindre central et la partie la plus interne de la région M, donneront l'écorce, pendant que la partie la plus externe de cette même région formera la coiffe.

Tout ce qui est situé entre la région M et l'extérieur forme un triangle de tissu qui correspond à ce que Martius (1) désignait sous le nom de « zone hyaline », dans les figures qu'il a données d'un certain nombre d'embryons de Palmiers (fig. 3).

Considérée à ce stade du développement, la nervation du cotylédon mérite de retenir notre attention. Les faisceaux,

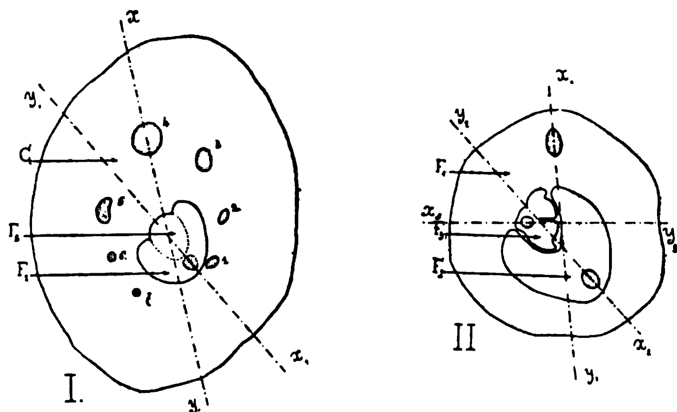


Fig. 10. —Coupes transversales schématiques dans la gemmule du *Phœnix canariensis*. I, gemmule embryonnaire; II, coupe du bourgeon dans une jeune germination; C, cotylédon; F_1, 1re feuille; F_2, 2e feuille; F_3, 3e feuille; XY, trace du plan de symétrie du cotylédon; X_1Y_1, trace du plan de symétrie de la première feuille; X_2Y_2, de la deuxième feuille; X_3Y_3, de la troisième feuille; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, faisceaux du cotylédon. Angles phyllotaxiques: XY-X_1Y_1, 150° environ; X_1Y_1-X_2-Y_2, 145° environ; X_2Y_2-X_3Y_3, 132° environ.

bien entendu très rudimentaires, ne se distinguant que par l'allongement et l'étroitesse de leurs éléments, sont nombreux à la partie supérieure du cotylédon. Si l'on descend vers l'extrémité radiculaire, on les voit se réunir fréquemment entre eux, deux à deux. On arrive ainsi à n'en plus trouver que sept, disposés ainsi que l'indique le schéma de la figure 10 (I).

Il est évident, à ce moment, que le plan de symétrie du

(1) *Loc. cit.*

cotylédon passe par le faisceau n° 4 et se trouve sensiblement être le plan dont la trace est XY. Le plan de symétrie de la première feuille végétative, serait, d'autre part, sensiblement celui dont la trace est X_1Y_1, ces deux plans faisant entre eux un angle d'environ 150°, voisin de celui que forment entre eux les plans de symétrie des jeunes feuilles dans le bourgeon (fig. 10, II).

Embryon mûr. — Dans l'embryon mûr, la différenciation est, bien entendu, beaucoup plus accentuée (fig. 23, III). La disposition en série des cellules du cotylédon est devenue plus apparente encore grâce à l'allongement et au cloisonnement des éléments. Les contours de ceux-ci s'arrondissent, de sorte qu'ils laissent entre eux des méats. La seconde feuille gemmulaire apparaît nettement, avec un système conducteur qui, de même que dans la première feuille, est bien visible grâce à l'allongement et à l'étroitesse des éléments.

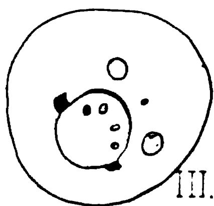
Les modifications les plus importantes sont survenues dans la région M. Les cellules de cette région continuent à se cloisonner activement. Comme elles occupent presque toute la largeur de la partie radiculaire de l'embryon, la région extérieure à la région M se trouve, en quelque sorte, presque isolée du reste de l'embryon et ses éléments s'étirent pour suivre la croissance des portions sous-jacentes. La région M est absolument indivise, mais on peut déjà y distinguer, d'après le sens des cloisonnements qui s'y produisent, deux plages, une externe, et l'autre plus interne (Pl. I, fig. 2).

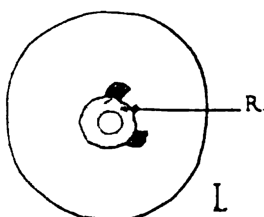
La plage externe *c* (fig. 24, III) constituera la coiffe, tandis que la plage interne avec les régions, déjà en voie de cloisonnement, situées sur les côtés du cylindre central (*ec*, *ec*) donnera l'écorce. Les faisceaux du cotylédon, sans être mieux différenciés que ceux des embryons non mûrs, ont acquis plus d'importance par suite de nombreux cloisonnements tangentiels. La série des schémas de la figure 11 permet de suivre la course de ces faisceaux dans le cotylédon. Ceux-ci, très nombreux à la partie supérieure du cotylédon (40 environ), s'anastomosent vers sa pointe. En descendant vers l'extrémité radiculaire de l'embryon, ils se réunissent deux à deux un grand nombre de fois, pénètrent en même temps plus profondément dans le cotylédon et

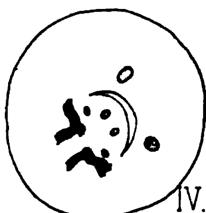
finissent par n'être plus qu'au nombre de sept. (Schéma VI de la figure 11.)

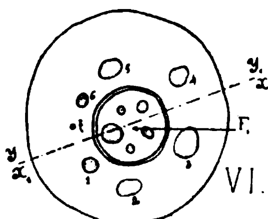
A ce moment, le plan de symétrie du cotylédon a sa trace en XY, cette trace coïncidant avec celle de la première feuille végétative.

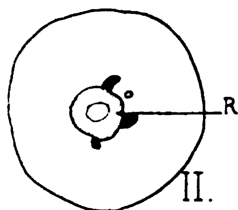
Si nous nous reportons au schéma I de la figure 10, nous verrons que, à cause du développement inégal des faisceaux du cotylédon, la symétrie première de l'organe a disparu. Le faisceau n° 7 ne se développe pas du tout et, dans des germinations plus âgées, il occupe une très faible longueur.

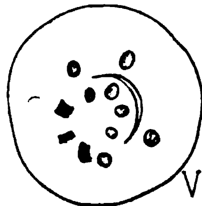












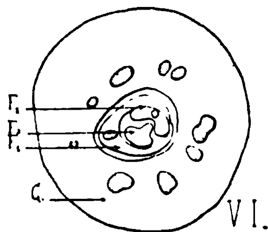


Fig. 11. — Coupes schématiques dans l'embryon du *Phœnix canariensis*, pratiquées de plus en plus loin de son extrémité radiculaire. R, cylindre central de la radicule; F_1, F_2, F_3, feuilles successives; C, cotylédon.
Erratum. — Le VII[e] schéma placé en bas de la colonne de droite, a été numéroté VI par erreur.

Les six faisceaux numérotés de 1 à 6 sur le schéma I de la figure 10 ont seuls pris de l'importance et se disposent en deux groupes symétriques par rapport au plan XY (fig. 11, VI). C'est cette disposition, observée par Miss Ethel Sargant (1) sur le Dattier, extrêmement voisin du *Phœnix canariensis*, qui lui a servi d'argument, en ce qui concerne la famille des Palmiers, pour

(1) Miss Ethel Sargant, *A theory of the origin of the Monocotyledons founded on the structure of their seedlings* (Annals of Botany, jan. 1903, vol. XVII, n° LXV, p. 1).

soutenir la théorie de l'origine des Monocotylédones qu'elle défend.

Les faisceaux se recourbent pour entrer dans la plantule, mais n'y présentent, pas plus que dans les cotylédons, aucune différenciation en diverses parties.

L'axe de la gemmule et celui de la radicule sont dans le prolongement l'un de l'autre et nous retrouvons, dans l'embryon mûr, la même fente cotylédonaire que nous avions observée dans l'embryon d'une graine non encore mûre.

Tout cet ensemble est, comme nous l'avons dit, recouvert par l'épiderme, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on retrouve la trace du suspenseur.

Cet épiderme s'est activement divisé par des cloisons radiales dans les parties supérieure et radiculaire du cotylédon, de sorte que les cellules épidermiques sont plus hautes que larges en ces points. Elles sont au contraire plus larges que hautes vers les parties moyennes où elles se sont peu cloisonnées et où elles se sont étirées sous l'influence de la croissance des parties sous-jacentes de l'embryon.

Résumé. — L'embryon du *Phœnix canariensis* présente donc, avec celui de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*, de très grandes ressemblances. Tous les deux se composent d'une plantule complètement entourée par le tissu du cotylédon. Chez l'un et l'autre, l'embryon est recouvert entièrement d'un épiderme, sauf à l'endroit du suspenseur ; cet épiderme se trouve en continuité avec celui qui tapisse la fente cotylédonaire et la gemmule.

D'autre part, ils diffèrent entre eux profondément par d'autres caractères : l'axe de la plantule est courbe chez l'*Archontophœnix*, droit chez le *Phœnix*. En outre, la région qui doit donner l'écorce et le cylindre central, et que nous avons désignée sous le nom de région M, n'intéresse, chez l'*Archontophœnix*, qu'une faible surface d'une section de l'embryon faite à sa hauteur, alors qu'elle intéresse cette section presque tout entière chez le *Phœnix*. Nous verrons que ce sont précisément ces différences qui expliquent en partie la morphologie si différente de la grmination des deux Palmiers que nous étudions en ce moment.

Enfin, la différenciation est sensiblement analogue dans les deux embryons mûrs.

§ 2. — Morphologie externe de la germination.

Il est nécessaire, avant que nous décrivions quelles sont les modifications que subissent, au cours de la germination, les différentes parties de l'embryon, que nous étudiions avec soin la morphologie externe de la germination, afin de nous orienter dans l'étude qui va suivre.

Archontophœnix. — La germination de l'*Archontophœnix* est une germination admotive, c'est-à-dire se développant tout contre la graine.

Les graines dont je me suis servi ont commencé à germer vingt-cinq jours après le semis. L'embryon se gonfle, sa partie moyenne s'allonge, et l'extrémité radiculaire apparaît au dehors. Cette extrémité se renfle, formant tout contre la graine une sorte de bourrelet lenticulaire, très légèrement déprimé au centre. Bientôt se manifeste en ce centre une petite émergence qui s'allonge en se recourbant vers le bas et est entourée d'un imperceptible anneau à sa base, c'est la radicule qui s'est échappée du tissu cotylédonaire qui l'entourait. En même temps, la portion restée dans l'intérieur de la graine s'est légèrement renflée.

C'est une germination arrivée à ce stade que représente la

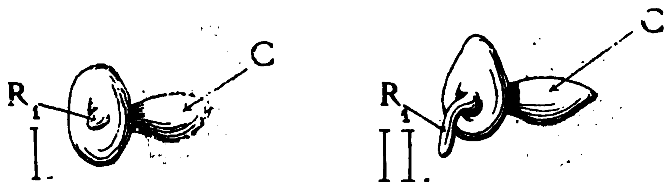


Fig. 12. — Début de la germination de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*. R_1, première racine; C, cotylédon inclus dans la graine (partie grisée). Grossi deux fois environ.

figure 12 (I). La radicule se développe rapidement, la gemmule plus lentement. Cette dernière se différencie d'abord à l'abri du tissu cotylédonaire qui la recouvre. Celui-ci se trouve soulevé par la croissance sous-jacente de la gemmule dont la position se trouve ainsi marquée par une émergence qui finit par acquérir des dimensions relativement grandes (fig. 12, II).

Suivant les hasards du semis, l'axe de la gemmule fait des angles très variables avec la verticale, aussi l'émergence gemmulaire occupera-t-elle des positions variables sur le rebord du bourrelet qui se forme contre la graine, mais elle se redressera toujours verticalement à cause du géotropisme négatif de la gemmule incluse.

Celle-ci apparaît bientôt au dehors, enveloppée dans la première feuille, en traversant l'émergence qui la recouvre par la fente cotylédonaire; elle se trouve ainsi entourée d'une gaine ascendante que j'ai déjà désignée sous le nom de *ligule* du cotylédon (fig. 13, I et II).

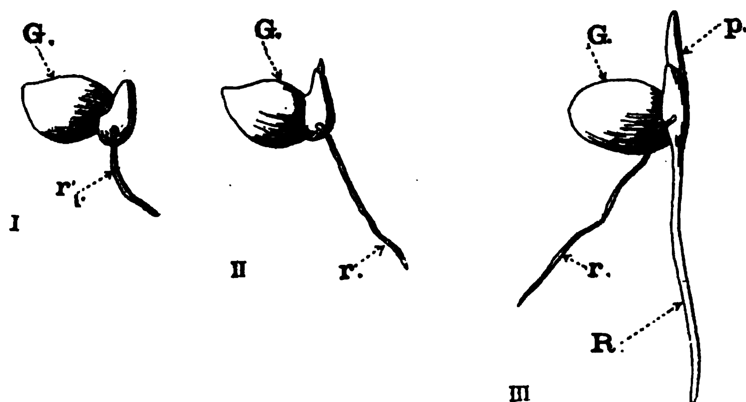


Fig. 13. — États successifs d'une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. G, graine; r_1, première racine; *p*, gemmule; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale. Grandeur naturelle.

La partie de l'embryon restée dans la graine est devenue le suçoir (Haustorium) ou limbe cotylédonaire; la partie étranglée qui traverse la graine est le pétiole, et enfin le cotylédon possède une gaine qui entoure la gemmule (ligule, L, fig. 14), et d'où s'est échappée la radicule (gaine radiculaire) (fig. 14).

La gaine cotylédonaire augmente de volume et ses parties superficielles s'écaillent, des lambeaux de tissus s'exfoliant constamment. Elle finit d'ailleurs par disparaître complètement lorsque la germination est bien plus âgée.

Le suçoir, d'abord de forme ovoïde, continue sa croissance et finit par se substituer complètement à l'albumen. Celui-ci étant ruminé, il en résulte que le suçoir, à la fin, est hérissé de

nombreux prolongements correspondants à l'intervalle des ruminations.

Le pétiole subsiste jusqu'au moment où le suçoir, ayant épuisé toutes les réserves de l'albumen, se flétrit ; il se flétrit lui-même et tombe en même temps que les derniers restes de la gaine cotylédonaire.

La radicule reste toujours grêle et atteint une longueur de quelques centimètres. Elle est accompagnée, au bout d'un certain temps, de racines latérales dont le diamètre est le même que le sien. En raison de la courbure de la plantule dans l'embryon, la radicule n'est pas dans le prolongement de l'axe de la gemmule.

Les premières racines latérales ont une orientation très variable ; elles possèdent, de même que la radicule, de très nombreuses radicelles. Un peu plus tard apparaît une nouvelle racine latérale (R, fig. 13) possédant des caractères très différents des premières. Elle est toujours située dans le prolongement de l'axe de la gemmule et son diamètre est au moins double de celui des racines précédentes.

Ces deux caractères font qu'un observateur peu attentif, qui se contenterait d'examiner ces germinations après l'apparition de cette racine, pourrait considérer qu'elle est la principale (fig. 13, III et 14).

Plus tard, la première racine, de même que les racines latérales grêles, disparaissent très fréquemment et la pseudo-racine principale reste souvent seule (*R*, fig. 14).

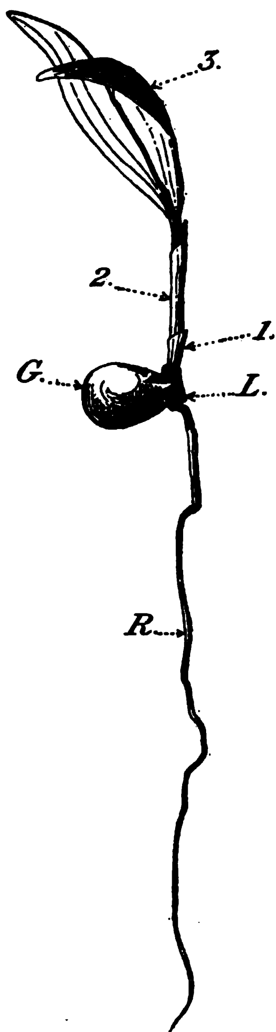


Fig. 14. — Germination avancée d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. G, graine ; R, racine jouant le rôle de racine principale ; L, ligule ; 1, 2, 3, feuilles successives. 2/3 grandeur naturelle.

Chez des plantes plus âgées, elle s'accompagne de nouvelles racines latérales dont le diamètre est à peu près le même que le sien.

Les deux premières feuilles végétatives restent à l'état de gaines et la troisième présente un limbe bifide et étalé.

Phœnix. — La germination rémotive du *Phœnix canariensis* se passe, morphologiquement parlant, comme celle du Dattier. La graine, moins allongée que dans celui-ci, contient un embryon cylindrique, situé, nous l'avons déjà dit, latéralement. On peut suivre les étapes morphologiques de cette germination en se servant des figures données par MIRBEL (1) pour le Dattier, en 1839.

Au début de la germination, la partie moyenne de l'embryon du *Phœnix*, comme celle de l'*Archontophœnix*, s'allonge la première, ce qui a pour effet de faire apparaître à l'extérieur l'extrémité radiculaire.

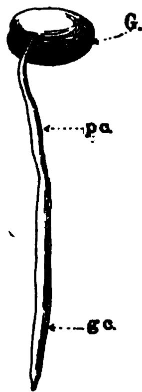


Fig. 15. — Germination du *Phœnix canariensis.* G, graine; *p.c.*, pétiole cotylédonaire; *g.c.*, gaine cotylédonaire. 2/3 grandeur naturelle.

A partir de ce moment, la partie de l'embryon apparue à l'extérieur continue à s'allonger jusqu'à atteindre une longueur de 5 à 7 centimètres; elle augmente en même temps de diamètre, surtout vers ses parties inférieures, de sorte qu'à la fin elle a la forme d'un cône très allongé, terminé, à l'extrémité radiculaire, par un petit cône renversé (fig. 15).

Pendant ce temps, la partie de l'embryon restée à l'intérieur de la graine est devenue globuleuse. A ce moment l'accroissement en longueur de la partie externe de l'embryon est terminée, le cône s'allonge seul pour donner la première racine. La portion externe du cotylédon, située au-dessus, continue à augmenter son diamètre car la gemmule se développe en son intérieur, y déterminant une cavité de plus en plus grande. Enfin la gemmule, continuant son développement, apparaît au dehors, enroulée dans la première feuille, en passant par une

(1) Nouvelles notes sur le cambium, extraites d'un travail sur la racine du Dattier. *Mémoires de l'Institut*, 29 avril 1839.

fente qui se produit, semble-t-il, à partir de la fente cotylédonaire (fig. 16).

Les bords de la fente se trouvent écartés par la pression venant de l'intérieur et il ne me paraît pas que l'on puisse, comme certains auteurs ont voulu le faire, attribuer un rôle mécanique à la pointe très dure du bourgeon, car cette pointe ne sort pas toujours la première, ainsi que le montre la figure 16.

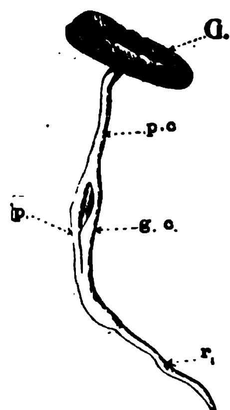


Fig. 16. — Germination du *Phœnix dactylifera*. G, graine; *p.c.*, pétiole cotylédonaire; *g.c.*, gaine cotylédonaire; *p.*, gemmule; r_1, première racine. 2/3 grandeur naturelle.

Si nous considérons à ce moment la germination, nous la trouverons ainsi composée : le cotylédon comprend un suçoir ou limbe globuleux, contenu dans la graine et continué par un long pétiole et par une gaine d'où s'échappe la gemmule. La surface externe de ce pétiole est en continuité avec celle de la radicule, qui présente seulement un diamètre beaucoup moindre que celui de la gaine cotylédonaire.

Le suçoir s'accroît et, comme chez l'*Archontophœnix*, arrive à occuper la place qu'occupait avant lui l'albumen; il prend alors la forme d'une feuille pelletée (une feuille de capucine par exemple), dont deux bords diamétralement opposés se seraient légèrement roulés sur eux-mêmes et vers le haut (fig. 17). C'est ce qu'on a voulu (1), à tort à mon avis, comparer aux deux lobes d'un cerveau. Environ au moment où la seconde feuille végétative a atteint son développement, le suçoir et son pétiole se flétrissent et tombent. La gaine cotylédonaire s'exfolie un peu plus tard.

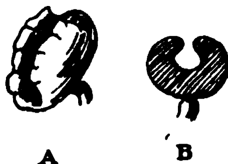


Fig. 17. — Suçoir du *Phœnix canariensis*. A, extrait de la graine; B, en coupe transversale. Grandeur naturelle.

La première feuille végétative reste à l'état de gaine, la seconde possède un limbe développé.

Enfin la radicule reste pendant très longtemps la principale

(1) Miss Ethel Sargant, *loc. cit.*

(pendant le développement des trois premières feuilles végé-

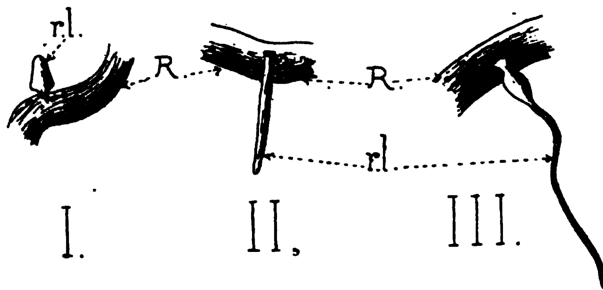


Fig. 18. — I, radicelle globuleuse; III, radicelle longue à base globuleuse; R, racine; *r.l.*, radicelles. Grossi environ 2 fois.

tatives). Quelques racines latérales apparaissent à la base du cône radiculaire, mais elles restent très grêles et ne tardent pas à se flétrir. La racine principale possède de nombreuses radicelles de formes assez variables, les unes sont de forme ordinaire, d'autres renflées à la base, d'autres encore réduites à un court cône renflé (fig. 18) (1). La plante continue à augmenter de volume à la base et bien plus tard, lorsque plusieurs feuilles végétatives sont développées, apparaît une nouvelle racine latérale d'un diamètre double environ de celui de la première racine et dont la direction est parallèle à celle de celle-ci. Cette racine nouvelle prend alors l'apparence d'une racine principale (fig. 19).

Fg. 19. — Germination âgée de *Phœnix canariensis*. r_1, première racine; f_1, f_2, f_3, feuilles successives ; R, racine latérale qui va jouer le rôle de racine principale. 2/3 grandeur naturelle.

Résumé. — Si nous comparons maintenant les deux germinations que nous venons de décrire, la principale différence qui nous apparaîtra est, outre la qualité qu'elles ont d'être rémotive et admotive, la présence d'une ligule chez l'*Archontophœnix*, alors qu'on ne retrouve pas cet organe chez le *Phœnix*.

D'autre part, il existe entre ces deux types des points communs : apparition de racines latérales grêles et éphémères à la base de la première racine,

(1) Une semblable radicelle a été figurée par Malpighi (*loc. cit.*, pl. VIII, fig. VII).

puis d'une nouvelle racine latérale plus grosse que la première, et jouant, pendant un certain temps, le rôle de racine principale. Les racines latérales n'apparaissent que lorsque la croissance externe du cotylédon est terminée.

§ 3. — Étude anatomique du développement.

Nous aborderons maintenant, chez les deux espèces qui nous ont servi jusqu'ici de types, l'étude anatomique du développement.

Pour ce faire, nous considérerons successivement les transformations des diverses parties de l'embryon, mais il nous sera difficile, au cours de cette étude, de séparer la radicule de la gaine radiculaire d'une part, et, d'autre part, la gemmule de la gaine cotylédonaire, en raison de la dépendance étroite dans laquelle ces parties se trouvent vis-à-vis l'une de l'autre.

Nous suivrons, dans notre description, l'ordre suivant :

a) Pétiole et limbe cotylédonaires.
b) Radicule et gaine radiculaire.
c) Gemmule et gaine cotylédonaire.
d) Racines latérales.
e) Résumé.

A. *Pétiole et limbe cotylédonaires.* — Nous avons vu précédemment que, au début de la germination, c'est la portion moyenne de l'embryon qui s'allonge la première. Cette augmentation de longueur est due à l'allongement et aux cloisonnements répétés des cellules composant cette partie de l'embryon. L'épiderme se cloisonne pour suivre cet allongement et en même temps apparaissent dans l'appareil conducteur les premiers vaisseaux spiralés.

Les choses s'arrêtent là chez l'*Archontophœnix*, sauf que le tissu conducteur du pétiole cotylédonaire acquerra petit à petit une différenciation plus accentuée.

Ce tissu se compose ici de quatre faisceaux libéro-ligneux.

Chez le *Phœnix*, cet allongement atteint de suite son maximum dans la partie du pétiole qui se trouve enserrée par le tégument de la graine, et il cesse presque au début de la germination.

Ensuite l'allongement maximum est atteint, de proche en

proche (fig. 20) par des parties de plus en plus voisines de la gemmule, jusqu'au moment correspondant à la cessation de la croissance externe du cotylédon. L'épiderme, après s'être cloisonné, se trouve étiré et exfolié, et une assise subéreuse se forme au-dessous de lui. Tout ceci marche de pair avec la différenciation du système vasculaire, comprenant environ 18 faisceaux, et avec la production, dans le pétiole cotylédonaire, de gaines de sclérenchyme entourant les faisceaux.

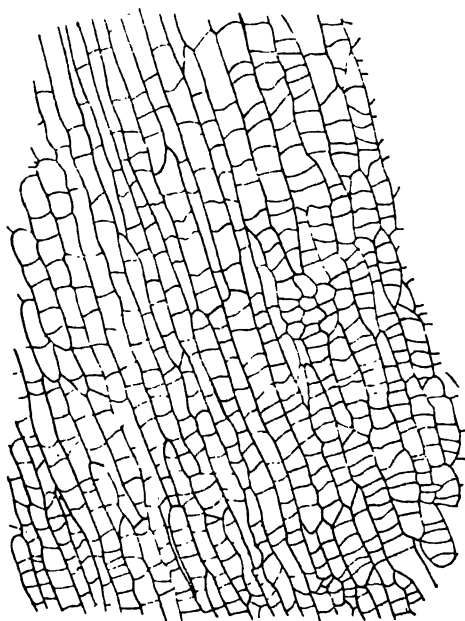


Fig. 20. — Coupe longitudinale dans le pétiole cotylédonaire d'une germination de *Phœnix canariensis*. Les cellules de la partie supérieure de la figure se sont déjà divisées et les cellules-filles allongées, alors que celles de la partie inférieure viennent seulement de se diviser.

Chez l'*Archontophœnix*, la croissance du cotylédon en volume est due principalement à l'accroissement en dimensions des cellules composant ce membre, suivant tous leurs diamètres, cela ressort de la comparaison des figures 21 (I et II) représentant des coupes de cotylédons de plus en plus âgés faites à la même hauteur. Cette hauteur se mesure en comptant le nombre des faisceaux.

En effet, ceux-ci se divisent constamment de bas en haut et leur nombre n'augmente pas pendant la germination. Des coupes pratiquées dans des cotylédons de deux âges différents et présentant le même nombre de faisceaux, peuvent donc être considérées comme faites à des hauteurs comparables.

L'assise sous-épidermique se cloisonne activement dans le sens radial, mais ces cloisonnements ne paraissent contribuer qu'à faire acquérir à la surface de l'organe l'accroissement

nécessité par l'augmentation de volume. L'épiderme se cloisonne de même très activement.

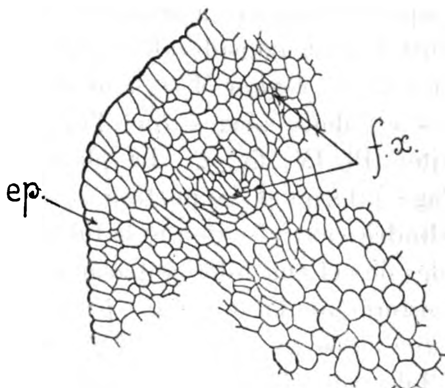


Fig. 21 I. — Coupe transversale du cotylédon embryonnaire de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*. (Les faisceaux *fx* sont séparés de l'extérieur par 5 assises de cellules, y compris l'épiderme *ep*.)

Je ne pense donc pas que cette assise sous-épidermique serve à l'accroissemnet en volume du cotylédon. En effet, la figure 21 (I et II) montre que les faisceaux libéro-ligneux du cotylédon restent séparés de l'épiderme par un nombre constant d'assises de cellules.

Ces observations s'appliquent aussi bien au *Phœnix* qu'à l'*Archontophœnix* (Pl. II, fig. 1 et 2). La croissance en longueur du cotylédon, très marquée dans l'*Archontophœnix*, est due uniquement à l'allongement et au cloisonnement transversal des éléments du cotylédon (Pl. III, fig 1 et 2).

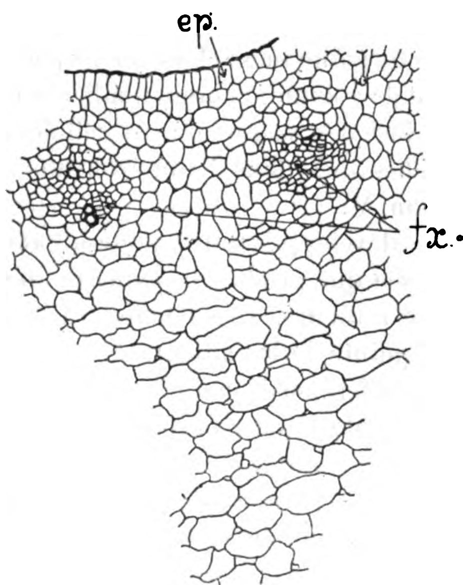


Fig. 21 II. — Coupe transversale dans le cotylédon d'une germination d *Archontophœnix Cunninghamiana*. (Les faisceaux *fx* sont séparés de l'extérieur par 5 à 6 assises de cellules, y compris l'épiderme *ep*.)

B. *Radicule* et *gaine radiculaire*. — Chez l'*Archontophœnix*, dès que l'extremité radiculaire de l'embryon a fait son apparition au dehors, elle se renfle, avons-nous dit, en un bourrelet lenticulaire qui se produit grâce à l'accroissement en volume des éléments du cotylédon situés tout autour de la radicule, et ne pre-

nant pas part à sa formation (Pl. IV, fig. 1). Pendant ce temps, la radicule a accentué sa différenciation. Le cylindre central s'est considérablement allongé pendant que les cellules de la région M se sont déplissées, cloisonnées et orientées en deux plages, que l'on arrive assez aisément à délimiter (Pl. IV, fig. 2). La plage externe donnera la coiffe. La plage interne et la portion de tissu comprise entre elle et le cylindre central a donné la future écorce. Dans les parties latérales de cet ensemble apparaissent, dans certaines cellules, des cloisonnements que l'on peut considérer comme l'ébauche d'une assise pilifère. Ces cloisonnements se produisent dans des cellules appartenant à des files superposées, mais ceci ne saurait nous surprendre, car nous verrons qu'au début du développement de la racine, l'assise pilifère est fréquemment formée de deux assises superposées.

Le tout est recouvert par 4 ou 5 assises de cellules nettement en continuité avec les parties latérales du cotylédon, formant le bourrelet; elles constituent la gaine radiculaire. Les cellules de cette gaine ne se cloisonnent pas, et elles augmentent simplement de volume, comme d'ailleurs toutes celles du cotytédon ; le nombre des assises de ces cellules est le même que celui des couches qui, dans l'embryon mûr, séparait de l'extérieur la région M.

Le développement se poursuit alors rapidement. Cédant à la poussée que produit la jeune racine en voie de croissance, la gaine radiculaire se déchire et se trouve en partie entraînée à la pointe de la radicule.

La différenciation s'accentuant au fur et à mesure que s'allonge la radicule, l'assise pilifère apparaît nettement, d'abord, comme il a été dit, dans les parties latérales de la radicule, puis dans des régions de plus en plus voisines du point végétatif pour arriver enfin à s'y différencier (A*p*, fig. 22).

Cette assise pilifère ne présente pas de poils absorbants et se trouve parfois formée, en des endroits limités, de deux assises de cellules superposées et présentant des caractères analogues. Les éléments de ces assises pilifères, extrêmement allongés dans le sens radial, ont un aspect palissadique (A*p*, fig. 23).

Si, à ce moment, remontant de la pointe vers la base de la

radicule, nous nous proposons de suivre les divers tissus, nous observerons que la coiffe et les parties entraînées de la gaine

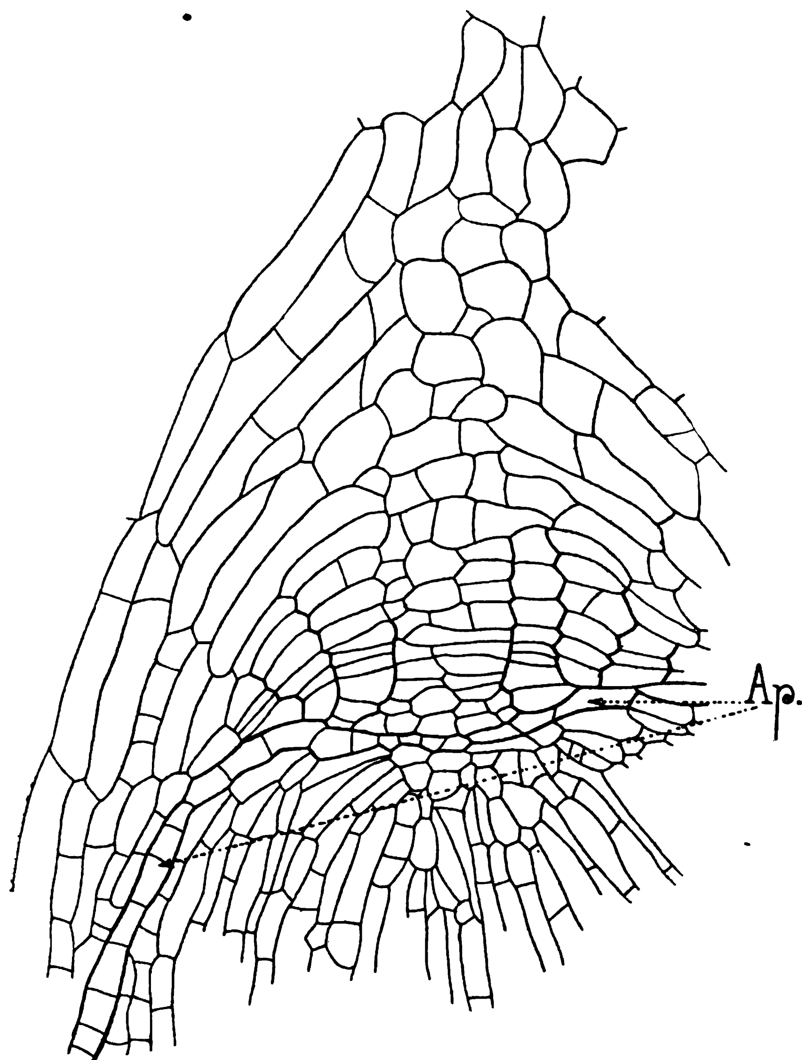


Fig. 22. — Coupe longitudinale dans une jeune racine d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — *Ap*, assise pilifère. Gr. 390.

cotylédonaire ont commencé à s'exfolier, que l'assise pilifère entre dans le bourrelet cotylédonaire où elle cesse bientôt d'exister, se trouvant en contiguïté avec des files de cellules du cotylédon. Les diverses assises de l'écorce viennent ainsi se

perdre dans le tissu cotylédonaire ; le cylindre central se relie, par une courbe dont la forme dépend de la position qu'avait prise la graine sur le sol, au tissu conducteur de la gemmule et du cotylédon (fig. 25).

Chez le *Phœnix*, les choses se passent un peu différemment. Pendant que le pétiole cotylédonaire s'allonge, la plantule accentue sa différenciation. Le cylindre central s'allonge et la région M se cloisonne très activement. Par suite de l'allongement du cylindre central de la radicule, la région M tend à se courber, ainsi qu'il est facile de le voir en étudiant les schémas de la figure 24. De plus, les cloisonnements sont les plus actifs dans les parties à la fois axiales et inférieures de cette région M, de sorte que le cône radiculaire tend à s'allonger, en même temps que l'épaisseur des tissus compris entre le cylindre central et l'extérieur s'accroît considérablement. Les cloisonnements de la région M ont aussi pour résultat d'accroître le diamètre de la région radiculaire du cotylédon. Dans la masse de tissus comprise entre le cylindre central de la radicule et l'extérieur, il est bientôt possible de distinguer que les cellules tendent à s'orienter en une coiffe et une écorce ; on peut suivre approximativement la limite de ces deux tissus qu'il est impossible d'ailleurs, en l'absence de toute assise pilifère, de délimiter d'une façon plus précise (Pl. V, fig. 1 et 2).

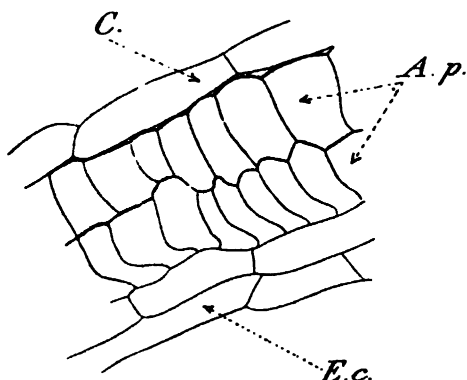


Fig. 23. — Coupe longitudinale dans une jeune racine principale d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — Ap, assise pilifère dédoublée ; C, coiffe; Ec, écorce. Gr. 347.

Les portions de l'embryon qui étaient externes à la région M ne se sont pas cloisonnées. Elles ont constitué une gaine radiculaire qui, entraînée dans le sol, ne tarde pas à s'exfolier, de même que les parties superficielles de la gaine et du pétiole cotylédonaire.

Il se forme, sur toutes ces surfaces, une ou plusieurs assises subéreuses. Il en résulte qu'il est impossible, dans le cas du

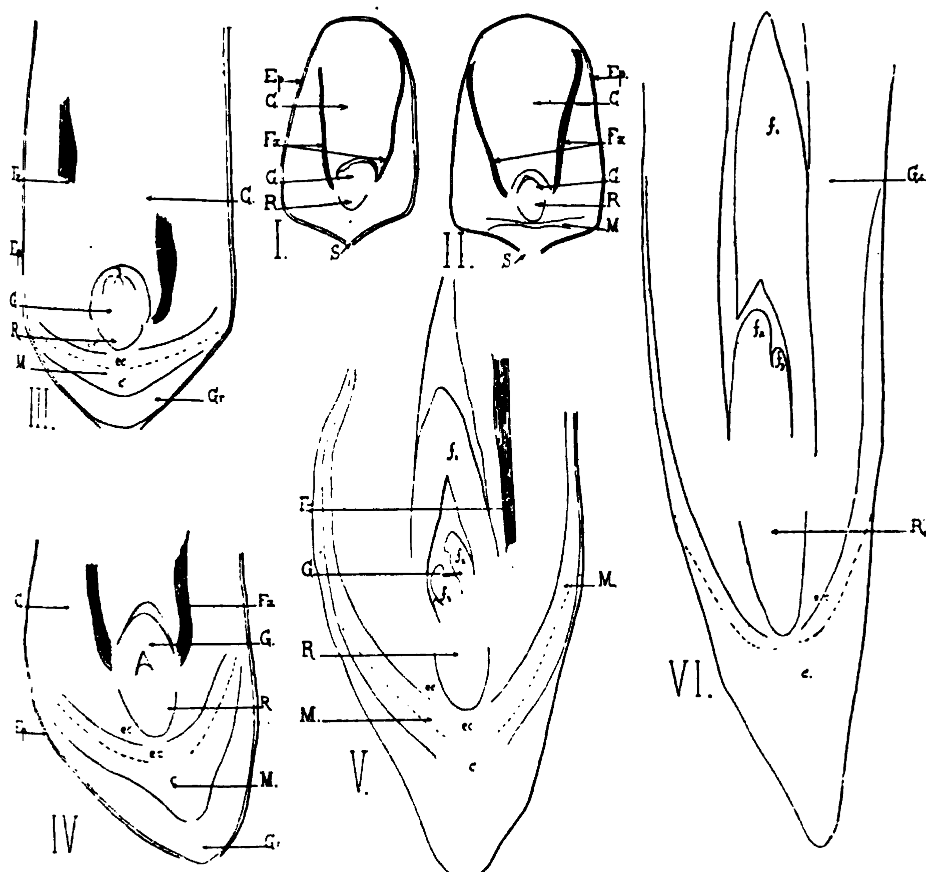


Fig. 24. — Embryon et germination du *Phœnix canariensis*; I et II, embryons non mûrs; III, embryon mûr; IV, V et VI, germination (coupes longitudinales); *Ep.*, épiderme de l'embryon; *S*, suspenseur; *Ç*, cotylédon; *G.c.*, gaine cotylédonaire; *Fx*, faisceaux du cotylédon; *G*, gemmule; f_1, f_2, f_3, feuilles successives; *R*, cylindre central de la radicule; *M*, région se cloisonnant pour donner une partie de l'écorce *ec.* et la coiffe *c.* de la radicule; *Gr*, gaine radiculaire.

Phœnix, de retrouver dans une germination, même assez peu avancée, la gaine radiculaire, dont la présence ne peut se constater que tout à fait au début de la germination de l'embryon. L'écorce de la racine est d'un diamètre plus petit, mais semble alors en continuité parfaite avec la gaine du cotylédon.

Cela est surtout visible lorsque, la croissance externe du

cotylédon étant terminée, le méristème terminal de la radicule a commencé à fonctionner.

L'assise pilifère apparaît très tard, lorsque la radicule a déjà atteint plus de 1 centimètre de longueur. Elle se forme au début à quelque distance du sommet végétatif qu'elle n'arrive pas à atteindre.

Les cellules de l'assise pilifère n'ont pas de poils absorbants et sont très allongées dans le sens radial.

La racine, à cet état, ne présente pas d'initiales spécialisées, mais une région méristématique d'où proviennent tous les tissus.

C. *Gemmule et gaine cotylédonaire.* — Chez l'*Archontophœnix*, la gemmule se développe, ainsi que nous l'avons exposé plus haut, à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire. Ce dernier suit pendant quelque temps l'accroissement du tissu cotylédonaire et pour cela ses éléments s'allongent, puis se cloisonnent abondamment (Pl. VI, fig. 2).

La gemmule s'échappe plus tard par la fente du cotylédon et à ce moment cesse l'accroissement de la gaine cotylédonaire, dont les parties superficielles s'exfolient et se subérifient, jusqu'au moment où elle se détache complètement. Les faisceaux de la gemmule et ceux du cotylédon sont en continuité avec ceux de la radicule, mais ce passage ne se fait pas d'une façon simple. Si l'on va de la racine vers la gemmule, on voit que les faisceaux du bois sont de plus en plus étalés latéralement, et, à une certaine hauteur, il y a tendance à la formation d'une zone ligneuse interne à une zone libérienne, puis, plus haut encore, on trouve des îlots de bois accompagnés d'îlots libériens vers leur côté externe. A la hauteur et entre ces îlots libériens se trouvent d'autres îlots ligneux accompagnés également d'îlots libériens. Plus haut encore, on trouve deux cercles de faisceaux libéroligneux.

Chez le *Phœnix*, la gaine cotylédonaire s'accroît de la même façon que le pétiole. Elle s'accroît également en diamètre, vers sa base, grâce au cloisonnement des parties supérieures de la région M, qui, par la croissance du cylindre central de la radicule, se trouve recourbée en un croissant dont les deux pointes, tournées vers le haut, sont à la hauteur de la gemmule.

La gemmule s'accroît à l'intérieur de la gaine cotylédonaire, mais les choses se passent un peu autrement ici que chez l'*Archontophœnix*. Chez ce dernier Palmier en effet, la gaine cotylédonaire s'accroît en même temps que la gemmule qu'elle continue à envelopper, jusqu'au moment où, cet accroissement cessant, la gemmule sort par la fente cotylédonaire.

Chez le *Phœnix* au contraire, la gaine cotylédonaire atteint d'abord son accroissement maximum en longueur, puis la gemmule, se développant à son tour, se fraye un passage dans la base du pétiole cotylédonaire, y déterminant une cavité qui se recouvre d'un épiderme particulier. Vers ses parties inférieures nous retrouvons dans la gaine cotylédonaire les six faisceaux principaux, orientés en deux groupes de trois, que nous avions déjà signalés dans l'embryon mûr.

D. *Racines latérales*. — Nous avons déjà dit quel rôle important jouent les racines latérales dans la germination de l'*Archontophœnix*. Ces racines traversent la gaine cotylédonaire ou la gaine radiculaire non pas, comme la radicule, en déchirant les tissus qui séparent le point végétatif de l'extérieur, mais en les digérant, ainsi que le montre la figure 1 de la Planche VI.

Il existe une autre différence entre les racines latérales et la radicule. Nous avons vu que chez cette dernière les tissus, sauf le cylindre central, à leur entrée dans le bourrelet cotylédonaire, y disparaissent l'un après l'autre, se trouvant en continuité avec des cellules du cotylédon. Les racines latérales, au contraire, conservent leur individualité entière dans le tissu cotylédonaire et l'on peut suivre toutes leurs parties, y compris l'assise pilifère, jusqu'au voisinage du cylindre central de la radicule, ou plutôt jusqu'au faisceau de tissu conducteur qui traverse le bourrelet cotylédonaire qui leur a donné naissance. La racine latérale plus grosse que les autres, que nous avons vue apparaître dans le prolongement de l'axe de la gemmule, naît toujours plus haut que les premières racines latérales grêles. Le schéma de la figure 25 permet de se rendre un compte exact de ces faits.

Une coupe longitudinale dans le point végétatif de cette grosse racine latérale nous révèle une confusion complète des ini-

tiales. L'assise pilifère ne s'y manifeste qu'assez loin du point végétatif.

Chez le *Phœnix*, les racines latérales naissent également en digérant le tissu qui les sépare de l'extérieur.

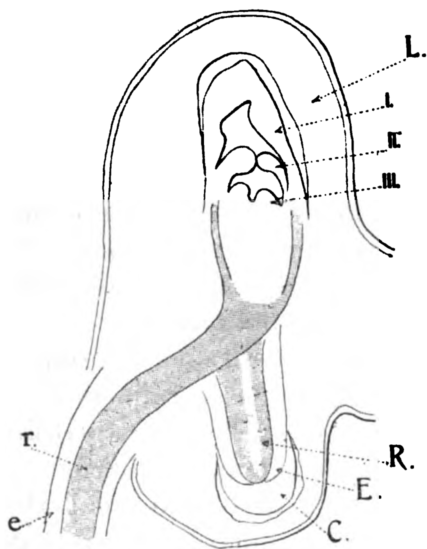


Fig. 25. — Coupe schématique longitudinale d'une germination âgée d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. — L, ligule; I, II, III, feuilles successives; *r*, cylindre central de la 1re racine; *e*, écorce de la même; R, cylindre central de la racine latérale jouant le rôle de racine principale; E, écorce de la racine latérale jouant le rôle de racine principale : C, coiffe de la racine latérale jouant le rôle de racine principale.

E. *Résumé*. — Le premier acte de la germination est toujours l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui a lieu grâce à l'allongement et aux cloisonnements répétés de ses cellules.

Le limbe du cotylédon augmente en même temps de volume, grâce aux cloisonnements et surtout à l'augmentation du volume de ses éléments. L'épiderme et l'assise sous-épidermique se cloisonnent d'une manière très active, radialement, pour augmenter la surface du cotylédon. L'assise sous-épidermique ne joue aucun rôle dans la croissance du cotylédon.

La radicule accentue sa différenciation pendant la phase de la germination qui correspond à l'allongement du pétiole cotylédonaire.

Cette phase est très courte chez l'*Archontophœnix*, aussi la radicule sort-elle bientôt du bourrelet cotylédonaire, exfoliant sa gaine qui lui forme à la base un petit anneau.

Chez le *Phœnix*, l'allongement du pétiole est très lent. La gaine radiculaire s'exfolie déjà pendant le mouvement de descente du collet, de sorte qu'au moment où la radicule s'accroît, cette gaine n'existe plus. Il est d'autant plus difficile d'en constater l'existence que : 1° le cotylédon ne se renfle pas en un bourrelet à sa base, 2° l'assise pilifère apparaît très tar-

divement, 3° la surface du pétiole et de la gaine cotylédonaire et de la partie supérieure de la racine s'exfolient de bonne heure et se couvrent d'une assise subéreuse uniforme.

Enfin, le méristème terminal de la racine de *Phœnix* ne présente pas d'initiales spécialisées, alors que celui de la radicule de l'*Archontophœnix* présente une assise pilifère allant jusqu'au sommet végétatif.

La gaine (ligule) cotylédonaire de l'*Archontophœnix* se développe en même temps que le bourgeon en croissant autour de lui. Chez le *Phœnix*, au contraire, le bourgeon se développe dans une portion du pétiole cotylédonaire qui a déjà subi son allongement maximum.

Il s'y forme petit à petit une cavité qui se recouvre d'un épiderme très aplati.

Enfin, chez les deux espèces, les racines latérales naissent en digérant le tissu cortical.

Le méristème terminal de la grosse racine latérale de l'*Archontophœnix* est constitué comme celui de la radicule du *Phœnix*.

CHAPITRE IV

Étude de la germination du SABAL UMBRACULIFERA Mart.

§ 1. — Anatomie de l'embryon.

L'embryon est de forme conique, il est assez allongé. Il est formé de cellules qui, comme celles des embryons que nous avons étudiés jusqu'ici, se présentent, en coupe longitudinale, sous forme de rectangles ou de polygones allongés suivant la longueur du cotylédon et, en coupe transversale, sous forme de polygones laissant entre eux des méats, même dans la région située entre l'épiderme et les faisceaux.

Ceux-ci, différenciés presque uniquement par l'allongement et l'étroitesse de leurs éléments, sont nombreux et rapprochés de la partie externe du cotylédon dans les régions supérieures de celui-ci. A mesure que l'on descend, on les voit s'unir entre

eux et s'enfoncer dans la profondeur de l'organe, leur nombre diminuant ainsi peu à peu.

Ils restent plus nombreux dans cette espèce que dans celles que nous avons précédemment étudiées. C'est ainsi qu'au-dessus de la gemmule on peut en compter neuf, le plan de symétrie du cotylédon passant par l'un d'entre eux.

Le cotylédon est recouvert d'un épiderme dont les éléments sont très allongés dans le sens radial.

La trace du suspenseur, très réduite, est cependant bien visible à l'extrémité radiculaire de l'embryon.

La plantule est courbe, la radicule, peu différenciée, se compose d'un cylindre central dont la limite est difficile à préciser, recouvert extérieurement par une région en voie de cloisonnement dans laquelle on peut distinguer la limite de la future écorce et de la future coiffe, le tout recouvert par quelques assises de cellules qui ne se divisent pas et forment la gaine radiculaire. Cette extrémité radiculaire est, en somme, tout à fait semblable à celle d'un embryon mûr de *Phœnix*. La gemmule se compose de trois feuilles.

§ 2. — Germination.

Au point de vue morphologique, la germination d'un *Sabal* commence, comme celle d'un *Phœnix*, par l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui fait apparaître au dehors l'extrémité radiculaire de l'embryon (fig. 26). Celui-ci continue à s'allonger, puis cette croissance s'arrête et, en même temps que la radicule continue à croître comme chez le *Phœnix canariensis*, apparaît une émergence latérale qui grossit rapidement et d'où s'échappe bientôt le jeune bourgeon, autour duquel l'émergence a proliféré pour lui former une ligule. Pendant ce temps, le suçoir s'est développé et il finit par envahir toute la partie de la graine occupée précédemment par l'albumen, dont il prend la forme globuleuse. La première racine reste la seule pendant très longtemps, elle porte simplement quelques radicelles. Lorsque la germination vieillit, la base de la ligule cotylédonaire se renfle beaucoup et, au fur et à mesure que la plante croît, s'allonge vers le bas, des racines adventives

se produisant, au-dessous de la première racine, sur le corps

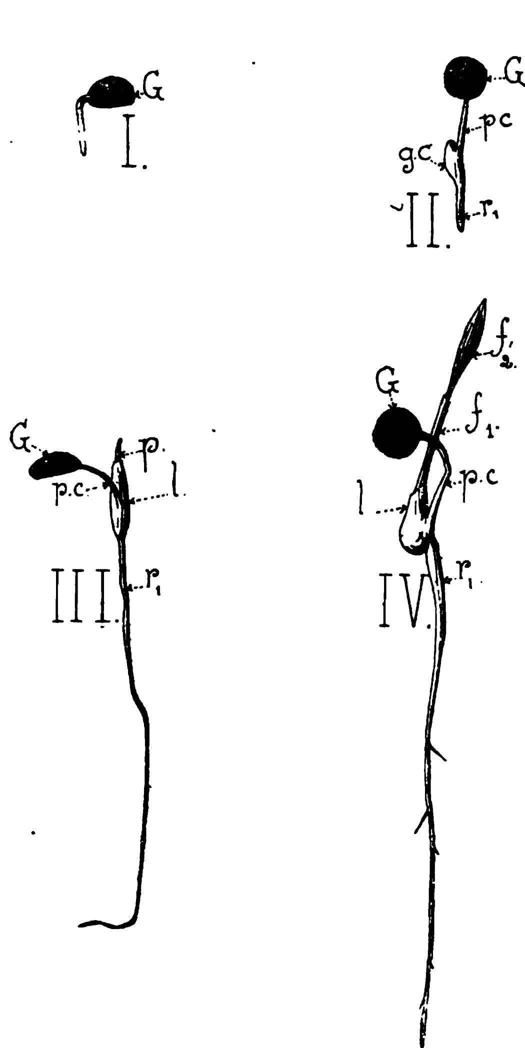


Fig. 26. — États successifs de a germination du *Sabal umbraculifera*. — G, graine: *p*, gemmule; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *l*, ligule; *g.c*, gaine cotylédonaire; *r*, première racine; f_1, f_2, feuilles successives. — 2/3 grandeur naturelle.

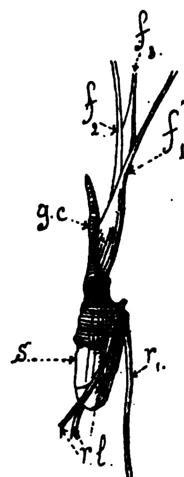


Fig. 27. — Germination âgée de *Sabal umbraculifera*. — f_1, f_2, f_3, feuilles successives ; *g.c*, gaine cotylédonaire ; *s*, stolon ; r_1, première racine ; *rl*, racines latérales. — 2/3 grandeur naturelle.

ainsi formé que Karsten (1) a désigné sous le nom de stolon (fig. 27).

Au point de vue anatomique, la croissance du pétiole cotylédonaire et en général de tout l'embryon présente les mêmes particularités qui ont été décrites chez le *Phœnix canariensis*. Il en est de même de la croissance de la radicule, dont l'assise pilifère, dépourvue de poils, apparaît seulement un peu plus

(1) Karsten, *Ueber die Bewürzelung* (ouvr. cité).

tôt que chez le *Phœnix*. Il en résulte que le point végétatif de la racine acquiert plus tôt sa structure définitive. Enfin la ligule se forme, comme chez l'*Archontophœnix*, par la croissance en longueur et les cloisonnements répétés des cellules de la ligule cotylédonaire.

La surface de tous ces organes : pétiole, ligule cotylédonaire, base de la racine, perd bien vite son épiderme, et le tout est recouvert bientôt d'une couche continue de liège, de sorte que l'origine endogène de la racine n'est plus visible.

En résumé, le *Sabal* se rapproche du *Phœnix* par ce caractère qu'il a de posséder une germination rémotive et une première racine persistante. Il se rapproche au contraire de l'*Archontophœnix* par la courbure de sa plantule dans l'embryon. et par ce fait que les deux germinations possèdent une ligule, qui, dans les deux cas, se forme de la même façon.

CHAPITRE V

Description des autres espèces.

§ 1. — Phœnix L.

1. *Phœnix dactylifera* L.

Ce palmier est très voisin du *P. canariensis*, que nous avons étudié avec beaucoup de détails. Son embryon se distingue un peu de celui de son congénère par les dimensions de la plantule, qui sont un peu plus réduites.

Tout ce qui a été dit à propos du *P. canariensis* s'applique à cette espèce.

2. *Phœnix rupicola* R. Anders.

Se rapproche, à tous les points de vue, du *P. canariensis*.

Nous avons reproduit une coupe de l'embryon au début de la germination, qui ne se distingue en rien d'un embryon, au même stade, de *P. canariensis* (Pl. V, fig. 1).

3. *Phœnix reclinata* Jacq., *P. sylvestris* Roxb., et *P. spinosa* Thom.

Ces espèces présentent les mêmes particularités morphologiques que celles que nous avons étudiées précédemment.

§ 2. — **Chamærops** L.

Chamærops humilis L.

L'embryon, voisin du point d'attache de la graine, est constitué comme celui du *Trachycarpus excelsa*, que nous étudierons un peu plus loin.

La plantule est droite.

La germination ressemble beaucoup, par son aspect morphologique, à celle des *Phœnix*, avec cette différence que les deux lèvres de la fente cotylédonaire prolifèrent un peu, formant ainsi deux petites languettes, situées de part et d'autre du bourgeon.

En outre, les premières racines latérales qui, chez les *Phœnix*, restent grêles, prennent ici un développement plus considérable. Après quelque temps naît, comme chez les *Phœnix*, une racine latérale plus grosse que la première racine et parallèle à celle-ci.

§ 3. — **Trachycarpus** Wendl.

1. *Trachycarpus excelsa* Wendl.

A. *Embryon.* — La graine des *Trachycarpus* a la forme d'un gros haricot, dont le point d'attache est situé presque dans le fond de la concavité, l'embryon étant, au contraire, logé du côté de la partie convexe de la graine, perpendiculairement à sa surface. Cet embryon est cylindrique et possède un épiderme qui, surtout vers la partie supérieure du cotylédon, est formé de cellules grandes et fortement allongées radialement. La plantule est droite, mais au lieu d'être, comme celle du Dattier, sensiblement dans l'axe de l'embryon, elle est excentrique et disposée un peu obliquement.

La trace du suspenseur est très visible chez tous les embryons

de *Trachycarpus excelsa* que j'ai eu l'occasion d'observer (fig. 28).

Le cotylédon est, comme toujours, parcouru par de nombreux faisceaux qu'on voit se réunissant fréquemment deux à deux, en s'enfonçant dans le tissu, lorsqu'on les suit de la partie supérieure vers la base du cotylédon. Ils finissent par n'être plus que 4 à la hauteur de la gemmule. Celle-ci ne possède

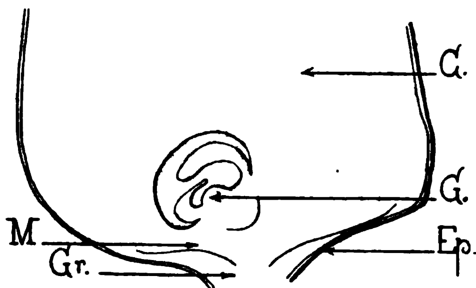


Fig. 28. — **Coupe longitudinale à la base d'un embryon de *Trachycarpus excelsa*. Au centre, la plantule droite mais disposée obliquement avec sa gemmule en G : *K*, cotylédon ; *M*, région en voie de cloisonnement qui donnera l'écorce et la coiffe ; *Gr*, gaine radiculaire ; *Ep.*, épiderme du cotylédon.**

encore qu'une feuille, dont le plan de symétrie coïncide sensiblement avec celui du cotylédon mûr.

La radicule se compose d'un cylindre central, réduit encore à un cône de parenchyme sans différenciation, à l'extérieur duquel on rencontre successivement une région qui est le siège de cloisonnements actifs, puis plusieurs assises de cellules étirées, et enfin l'épiderme, interrompu seulement à l'endroit du suspenseur. La région en voie de cloisonnement est ce que nous avons appelé jusqu'ici la *région M* ; les quelques assises de cellules qui la recouvrent correspondent à la gaine radiculaire.

B. *Étude morphologique de la germination.* — Au point de vue morphologique, la germination du *Trachycarpus excelsa* se passe à peu près comme celle des *Phœnix*. C'est donc une germination rémotive tubulée (fig. 29).

Cependant, il y a lieu de remarquer que les deux lèvres de la fente cotylédonaire prolifèrent légèrement, formant, de chaque côté du bourgeon, une petite languette.

C. *Étude anatomique du développement.* — La croissance du

pétiole cotylédonaire et du cotylédon se fait comme dans les cas déjà étudiés.

Le cotylédon est remarquable par la hauteur des cellules épidermiques à son sommet.

La radicule se développe de la même manière que nous avons vu se développer celle du *Phœnix*, mais l'assise pilifère apparaît ici beaucoup plus tôt, sans atteindre, comme cela a lieu chez l'*Archontophœnix*, le point végétatif. On la suit jusqu'à la base de la radicule et même sur les côtés de la gemmule, où elle se trouve en continuité avec des files de cellules séparées de l'extérieur par une ou deux autres files.

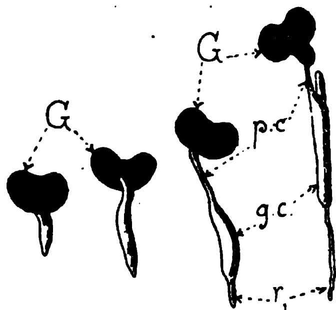


Fig. 29. — États successifs d'une germination de *Trachycarpus excelsa*; *G*, graine; *pc*, pétiole cotylédonaire ; *gc*, gaine cotylédonaire ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

Dans cette espèce, l'assise pilifère n'acquiert pas de poils absorbants. Bien entendu, les surfaces du pétiole cotylédonaire, de la gaine et de la racine, s'exfolient et semblent ainsi ne former qu'une surface continue.

Le cotylédon, la première feuille (réduite à une gaine) et la seconde (ayant un limbe étalé) possèdent le même plan de symétrie, le plan de symétrie de la 3ᵉ feuille fait avec celui de la seconde un angle plus petit que 180°.

2. *Trachycarpus Martiana* Wendl.

Il présente, au point de vue de l'anatomie de l'embryon et de la morphologie externe de la germination, les mêmes caractères que l'espèce précédente. Le cotylédon arrive, à la fin, à remplacer complètement l'albumen et à prendre une forme qui rappelle la forme extérieure de la graine. En outre, chez le *T. Martiana*, la racine, la gaine cotylédonaire et la partie inférieure du pétiole cotylédonaire sont couverts de nombreux poils absorbants (*a*, fig. 30). Sur des germinations âgées d'un

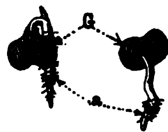


Fig. 30. — Germination du *Trachycarpus Martiana*. — G, graine. — Le pétiole et la gaine du cotylédon sont couverts de poils absorbants *a*. — 2/3 grandeur naturelle.

an. on observe des racines latérales assez nombreuses, d'un diamètre un peu inférieur à celui de la racine principale. Ce sont les premières racines latérales qui, ici, prennent un grand développement.

3. *Trachycarpus Fortunei* Wendl.

Cette espèce possède des poils absorbants, disposés comme ceux du *T. Martiana*, et les caractères morphologiques externes de sa germination ne diffèrent pas de ceux de cette dernière espèce.

§ 4. — **Corypha** L.

Corypha umbraculifera L.

La graine est ronde, à albumen non ruminé et contient un

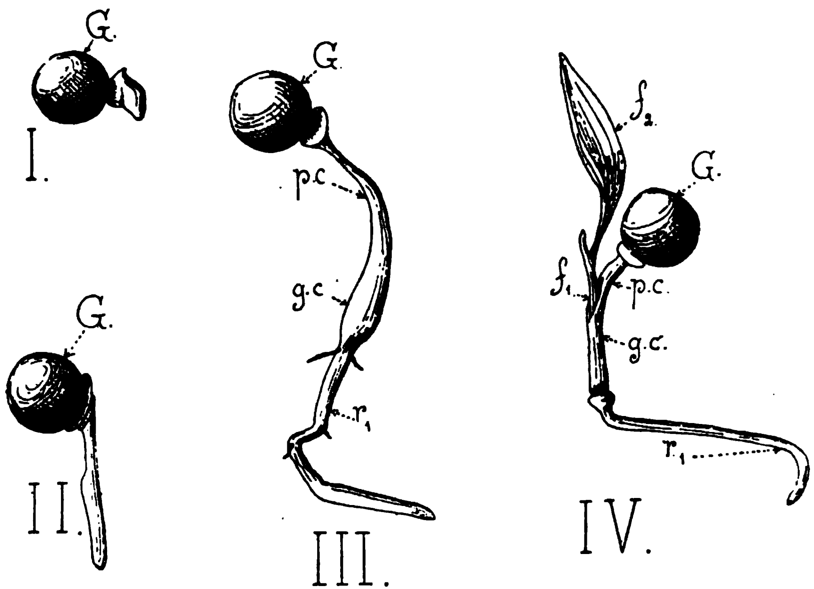


Fig. 31. — États successifs de la germination du *Corypha umbraculifera*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *g.c*, gaine cotylédonaire; f_1, f_2, feuilles successives; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

embryon ayant la forme d'un cylindre bas surmonté d'un cône très allongé. Il est recouvert, sauf au centre de l'extrémité radiculaire, d'un épiderme continu, dont les cellules sont peu allongées dans le sens radial. La plantule est droite et son axe

coïncide avec celui de l'embryon. Le cotylédon est formé en sa partie axiale d'éléments ayant la forme de ceux que nous avons toujours rencontrés jusqu'ici en de semblables endroits, mais dans les parties périphériques, trois ou quatre assises sous-épidermiques sont formées d'éléments plus petits et plus granuleux que les autres.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux composés de cellules n'ayant que leur allongement et leur étroitesse comme caractères de différenciation.

Au moment de la germination, le pétiole cotylédonaire s'allonge et forme, près de la graine, un renflement. A part ce détail, cette espèce germe comme un *Phœnix*.

Il y a production de racines latérales grêles à la base de la racine principale. Aucune de ces racines ne présente de poils absorbants (fig. 31).

Dans une germination âgée, on trouve des racines latérales nombreuses, et moins grosses que la première racine. La première feuille est réduite à une gaine. Enfin, lorsque la germination est très âgée, le pétiole et la gaine cotylédonaires se flétrissent et tombent.

§ 5. — **Licuala** Wurmb.

Licuala horrida Bl.
(*Licuala ramosa* Schult.).

L'embryon conique, très petit, est recouvert d'un épiderme assez allongé radialement, sauf à l'endroit du suspenseur qui est marqué par un groupe très visible de cellules à parois épaissies. Les cellules du cotylédon sont orientées en séries et l'organe est parcouru par des faisceaux rudimentaires qui, à sa base, sont au nombre de cinq, le troisième étant plus gros que les autres et se trouvant dans le plan de symétrie de l'organe. La plantule est droite, mais son axe ne coïncide pas avec celui du cotylédon (fig. 32).

La gemmule est située au fond d'une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente disposée suivant la longueur de l'embryon. Comme toujours, cette fente, la cavité gemmulaire

et la gemmule sont recouvertes par un épiderme qui est en continuité avec celui du cotylédon. La radicule est très peu différenciée.

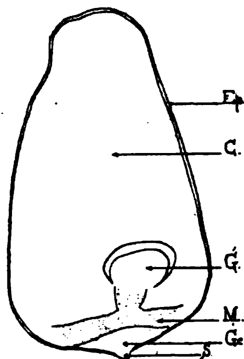


Fig. 32. — Coupe longitudinale schématique de l'embryon de *Licuala horrida*. — Ep, épiderme ; C, cotylédon ; G, gemmule ; M, région en voie de différenciation qui donnera les diverses parties de la radicule ; Gc, gaine radiculaire ; S, suspenseur.

On distingue mal la limite de son cylindre central, d'ailleurs très peu visible, et il est impossible également, dans la région un peu plus externe, où des cloisonnements plus nombreux se sont produits, de différencier une écorce et une coiffe. La radicule est donc réduite, ici, à une région en voie de cloisonnement. Cette région s'étend presque jusqu'à l'épiderme dans ses parties latérales. Vis-à-vis de la pointe du futur cylindre central, elle est séparée de l'extérieur par un massif de cellules à parois épaissies et par la trace du suspenseur.

Je n'ai pu observer le développement de cette espèce, ni voir de jeunes germinations.

§ 6. — **Livistona** R. Br.

1. *Livistona australis* Mart.

A. *Embryon*. — La graine du *Livistona australis* est ronde, à albumen non ruminé, et contient un embryon cylindroconique, présentant un étranglement au-dessus de sa base (fig. 33). Cet embryon contient une plantule très petite, droite, mais placée un peu obliquement par rapport à l'axe de l'embryon (Pl. VII, fig. 1).

La gemmule possède déjà une feuille bien développée et se trouve placée dans une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente extrêmement courte. Le cotylédon est formé, comme toujours, de cellules à section longitudinale polygonale ou rectangulaire, orientées en files et laissant entre elles, surtout vers le centre de l'organe, de petits méats. Ces cellules

paraissent très turgescentes dans tout le cotylédon, sauf dans les régions voisines de l'étranglement, où leurs membranes sont plissées et où elles semblent pressées les unes contre les autres.

L'embryon est entouré d'un épiderme régulier, sauf dans une région peu étendue, située à l'extrémité radiculaire et qui correspond au suspenseur. Les cellules de cet épiderme sont très allongées radialement vers la partie supérieure du cotylédon, et beaucoup plus aplaties vers ses parties latérales.

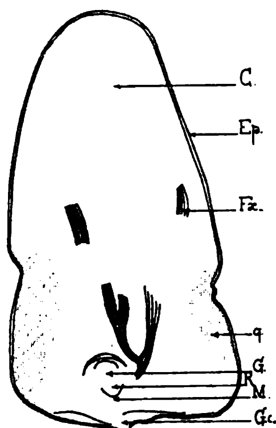


Fig. 33. — Coupe longitudinale schématique dans un embryon de *Livistona australis*. — C, cotylédon; Ep, épiderme; *Fx*, faisceaux du cotylédon; *q* (région grisée), portion de l'embryon paraissant comprimée; G, gemmule; R, cylindre central de la radicule; M, écorce et coiffe de la radicule; Gc, gaine radiculaire.

La fente cotylédonaire, la cavité de la gemmule et la gemmule elle-même sont recouvertes d'un épiderme en continuité avec celui du cotylédon.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux très épais, mais dont les éléments ne manifestent pas encore d'autre différenciation qu'un allongement très marqué.

La radicule est très peu différenciée. Son cylindre central, seul bien visible, se compose d'un cône de parenchyme dont les éléments périphériques sont un peu allongés. La pointe de ce cylindre central est séparée de l'extérieur par une couche très épaisse de tissus. Ce sont d'abord des cellules abondamment cloisonnées, au milieu desquelles on peut déjà, d'après le sens des cloisonnements, pressentir une limite entre l'écorce et la coiffe, puis plus à l'extérieur, 4 à 6 assises de cellules à membranes radiales plissées et à membranes tangentielles étirées, qui sont en relation, vers les parties latérales de l'embryon, avec les cellules du cotylédon.

Ces quelques assises représentent la gaine radiculaire. Le tout est recouvert par l'épiderme, sauf à l'endroit, ici très petit, où s'attachait le suspenseur. Cet embryon se rapproche beaucoup, par ses caractères anatomiques, de ceux des *Chamærops* et des *Trachycarpus*.

B. *Morphologie de la germination*. — La germination du *Livistona australis* ressemble beaucoup, au point de vue morphologique, à celle du *Phœnix* (fig. 34). L'embryon s'allonge d'abord, puis grossit vers sa base, par suite du développement de la gemmule à l'intérieur de la gaine cotylédonaire. L'axe de cette gemmule ne coïncidant pas avec celui de l'embryon, elle sort latéralement par la fente cotylédonaire, au lieu de l'écarter d'abord comme cela se passe chez les *Phœnix*. La germination se présente ainsi avec un aspect un peu différent. Le cotylédon a la forme d'une cupule. Il arrive d'ailleurs, comme toujours, à prendre la place occupée avant lui par l'albumen.

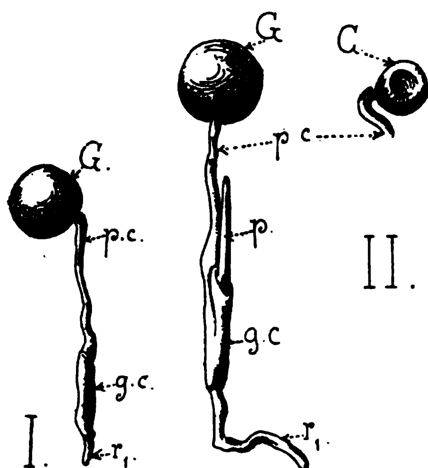


Fig. 34. — Deux états successifs de la germination du *Livistona australis*. — G, graine ; C, cotylédon ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; *g.c*, gaine cotylédonaire ; *p*, gemmule ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

La première feuille végétative est réduite à une gaine, la seconde a un limbe étalé.

Il se développe, à la base de la racine, quelques racines latérales grêles et éphémères. Sur une germination âgée de quatorze mois j'ai observé la formation d'une nouvelle racine latérale, plus grosse que la première, et destinée à assumer à son tour le rôle de racine principale.

C. *Étude anatomique du développement*. — Le pétiole cotylédonaire s'allonge grâce aux cloisonnements répétés de ses cellules, dont les cellules filles s'allongent à leur tour. Les parties latérales de l'embryon, que nous avions vues comme comprimées, deviennent turgescentes dès leur sortie de la graine, de sorte que, au début de la germination, la base de l'embryon se renfle tout de suite en massue. Pendant que la tête de cette massue est enfoncée dans le sol, l'épiderme s'exfolie et la radicule se forme exactement comme nous avons vu se former

celle du *Phœnix canariensis*. Lorsque l'allongement externe du pétiole cotylédonaire est terminé, la gemmule et la radicule se développent pour donner la jeune plante, mais, ici, les cellules qui forment la partie la plus inférieure du pétiole cotylédonaire n'ont pas atteint leur développement maximum lorsque la gemmule se développe. Ceci explique qu'ils puissent proliférer légèrement autour de sa base.

2. *Livistona chinensis* Mart.
(*Livistona mauritiana* Wall. — *Latania Borbonica* Hort.)

A. *Embryon*. — Il est de forme conique et recouvert d'un épiderme très allongé radialement.

Il est formé de files de cellules peu allongées dans le sens de la longueur des files, et au milieu desquelles passent les jeunes faisceaux. Ceux-ci sont disposés sur deux cercles dans la partie supérieure de l'embryon ; un cercle externe presque au-dessous de l'épiderme, et un cercle interne serré autour de l'axe de l'organe. A mesure que l'on descend, le cercle externe s'enfonce à l'intérieur, le cercle interne au contraire s'élargit, le nombre des faisceaux diminue et ils finissent par former un seul cercle autour de la gemmule.

Il n'existe pas, dans cette espèce, de fente cotylédonaire.

La plantule est droite, mais située obliquement par rapport à l'axe de l'embryon, et dans une position excentrique ; elle est de très petite taille.

La gemmule se compose de deux feuilles, la radicule est réduite à un cône d'éléments un peu plus allongés (cylindre central) séparé de l'extérieur par une région en voie de cloisonnement, en rapport avec une gaine radiculaire.

B. *Germination*. — Au point de vue morphologique, la germination de cette espèce ressemble beaucoup à celle du *Phœnix canariensis*, mais elle s'en écarte par deux particularités (fig. 35). En premier lieu, le pétiole cotylédonaire se renfle dans ses parties qui sont voisines de la graine, et en second lieu les bords de la fente produite par la sortie du bourgeon prolifèrent un peu, s'exhaussant et entourant la base du bourgeon. La radicule reste longtemps la racine principale, mais elle est plus

tard accompagnée de racines latérales aussi grosses ou plus grosses qu'elle-même, comme cela a lieu chez les *Phœnix*.

Le cotylédon épouse la forme de la cavité interne de la graine et la première feuille végétative est réduite à une gaine.

Au point de vue anatomique, le pétiole cotylédonaire

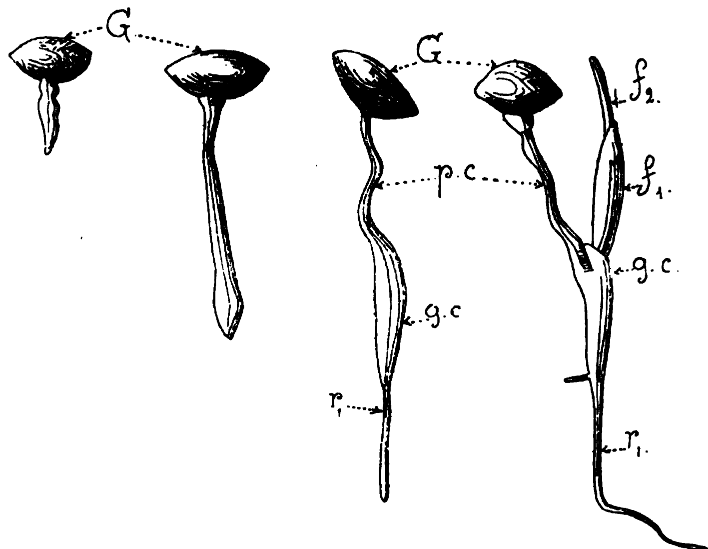


Fig. 35. — Germination du *Livistona chinensis*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *g.c*, gaine cotylédonaire; f_1, f_2, feuilles successives; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

s'allonge d'abord, comme cela se passe chez les *Phœnix*, mais les cellules de sa partie la plus inférieure n'atteignent pas rapidement, comme cela a lieu dans cette espèce, leur allongement maximum. Il en résulte que, lorsque le bourgeon s'accroît, les cellules de la gaine qui l'entoure peuvent encore se cloisonner et c'est ainsi que cette gaine prolifère autour du bourgeon.

Le développement de la racine et l'accroissement en volume de l'extrémité radiculaire de l'embryon se font ici absolument comme chez les *Phœnix*.

3. *Livistona altissima* Zoll.

L'embryon et les phénomènes morphologiques de la germination ont donné lieu aux mêmes observations que chez le *Livistona chinensis*.

§ 7. — **Pritchardia** Seem et Wendl.
S. g. **Washingtonia** Wendl.

Washingtonia robusta H. Wendl.

A. *Embryon.* — La graine est ronde et l'embryon, qui se trouve placé près du point d'attache, a la forme d'un cône allongé. Il est formé de cellules bien sériées, polygonales, et contient une plantule courbe (fig. 36). Il est parcouru par des faisceaux, comme toujours rudimentaires, qui, nombreux à la partie supérieure du cotylédon, se réunissent fréquemment deux par deux à mesure que l'on descend vers sa base. Un peu au-dessus de la gemmule, ils ne sont plus qu'au nombre de quatre. L'assise épidermique du cotylédon est très bien développée et les éléments en sont, surtout vers la pointe du cotylédon, fortement allongés vers le haut. L'assise sous-épidermique présente également des caractères particuliers. Elle est formée d'éléments plus petits que ceux du centre du cotylédon, et alternant assez régulièrement avec ceux de l'épiderme. Toutes les cellules du cotylédon sont à angles mousses et laissent entre elles des méats. La gemmule est située au fond d'une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente recouverte par l'épiderme du cotylédon, celui-ci se trouvant en continuité avec celui de la gemmule. Le bourgeon gemmulaire se compose de deux feuilles. La radicule (fig. 37) comprend un cylindre central nettement délimité, une écorce et une coiffe confondues, le tout séparé de l'extérieur par quelques assises de cellules qui ne se sont pas cloisonnées et qui forment, avec l'épiderme, la gaine radiculaire. L'épiderme est remplacé, vis-à-vis de la pointe de la radicule, par des cellules à parois plus épaissies provenant du suspenseur.

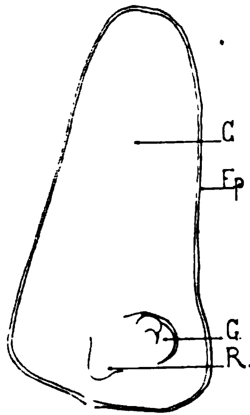


Fig. 36. — Coupe longitudinale schématique dans l'embryon du *Washingtonia robusta* ; C, cotylédon; Ep, épiderme du cotylédon ; G, gemmule; R, cylindre central de la radicule.

B. *Germination.* — Au moment de la germination (fig. 38), le pétiole cotylédonaire s'allonge légèrement, puis la plantule se développe, la radicule et le bourgeon en même temps.

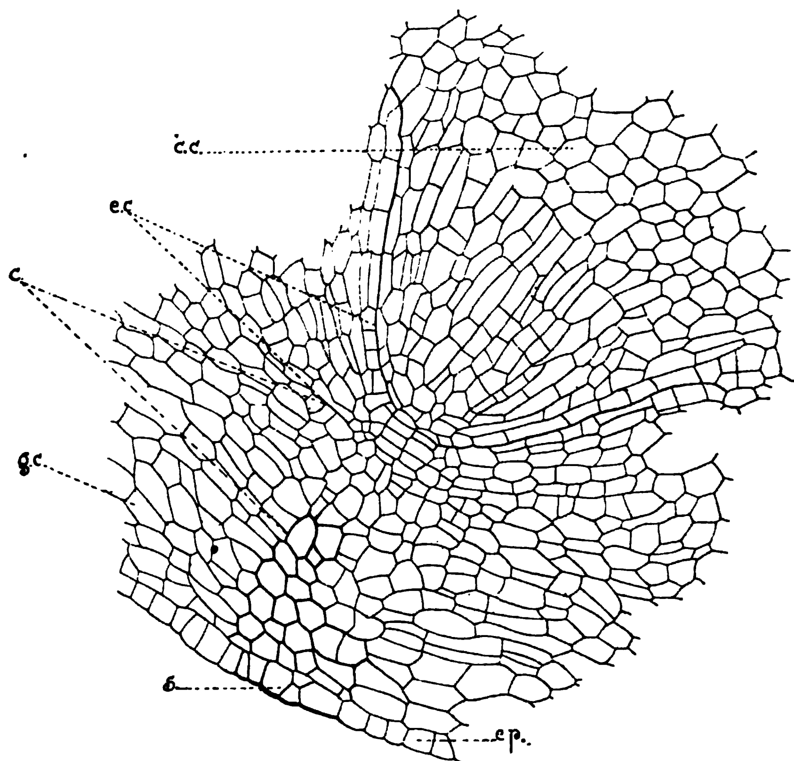


Fig. 37. — Extrémité radiculaire de l'embryon de *Washingtonia robusta* (coupe longitudinale). — *c.c*, cylindre central de la radicule; *e.c*, écorce de la radicule; *c*, coiffe; *g.c*, gaine radiculaire; *e.p*, épiderme; *s*, trace du suspenseur. Gr. 225.

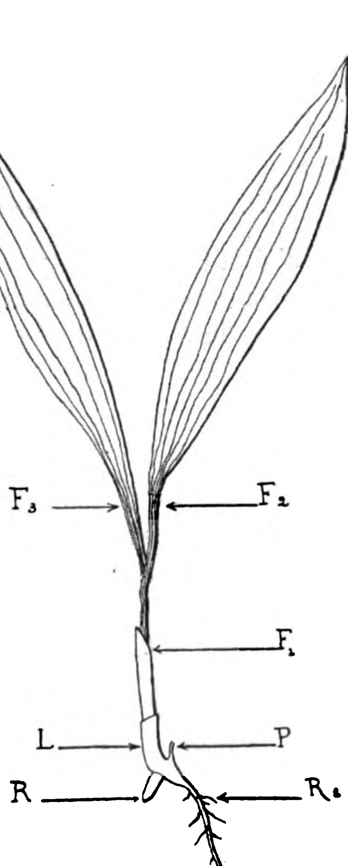
Celui-ci se développe absolument comme le bourgeon d'un *Sabal*. La première racine s'accompagne de quelques racines latérales grêles à la base, puis se couvre de radicelles. Elle reste longtemps la principale, mais lorsque plusieurs feuilles se sont déjà développées, naît une nouvelle racine latérale, d'une grosseur double de la première racine, et qui arrive à jouer à son tour le rôle de racine principale (fig. 39). La première feuille végétative est réduite à une gaine, entourée par la ligule formée par la prolifération de la gaine cotylédonaire. Le

cotylédon est globuleux. Enfin le tronc s'épaissit uniformément à sa base, et non d'une façon unilatérale comme chez les Sabal.

§ 8. — **Brahea** Mart.

Brahea filamentosa Hort.

Tout ce qui a été dit sur la structure de l'embryon et la morphologie de la germination des *Washingtonia* peut s'appliquer au *Brahea filamentosa*.



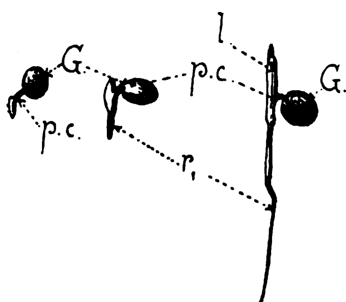


Fig. 38. — États successifs d'une germination de *Washingtonia robusta*. — G, graine; *p.c*, pétiole cotylédonaire; *l*, ligule; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

Fig. 39. — Germination âgée de *Washingtonia robusta*. — F_1, F_2, F_3, feuilles successives; L, ligule; P, pétiole cotylédonaire; R_1, première racine; R, racine latérale qui va jouer le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

Il était intéressant de rechercher, sur une espèce dont le cotylédon présente une assise sous-épidermique aussi marquée, comment s'accroît cet organe. Nous donnons (Pl. VII) des photographies du cotylédon prises dans l'embryon et dans l'organe développé, à des hauteurs comparables. Le nombre des assises comprises entre l'épiderme et les faisceaux est resté absolument le même, ce qui exclut toute idée d'une croissance due au fonctionnement de l'assise sous-épidermique.

Par contre, les dimensions des éléments ont augmenté dans de très grandes proportions.

§ 9. — **Sabal** Adans.

Sabal Adansonii Guerns (*Sabal minor* Pers.), et *Sabal Palmetto* R. et S.

J'ai fait sur la morphologie de germination de ces espèces, des observations analogues à celles qui ont été rapportées à propos du *S. umbraculifera*.

§ 10. — **Latania** Comm.

1. *Latania Commersonii* Mart.

A. *Embryon*. — Situé à une extrémité de la graine, il est conique et de grandes dimensions (hauteur : 5^{mm}, largeur de la base : 2^{mm},5), mais composé de cellules aussi petites que celles des petits embryons. Il est entouré d'un épiderme très régulier sauf à l'extrémité radiculaire, où l'on distingue fort bien la trace du suspenseur. La plantule est droite et sa structure rappelle, d'une façon absolue, celle d'une plantule de *Phœnix*. Elle est de petites dimensions par rapport à la grosseur de l'embryon, sa grosseur est voisine de celle d'une plantule de *Phœnix canariensis*.

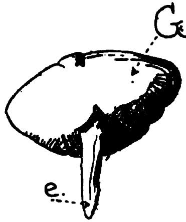


Fig. 40. — Jeune germination de *Latania Commersonii*. — G, graine ; *e*, embryon germant. — 2/3 grandeur naturelle.

B. *Germination*. — Elle se passe morphologiquement comme celle du Dattier, avec cette différence que les dimensions des organes sont bien plus considérables (fig. 40).

2. *Latania Verschaffeltii* Sem.

L'embryon possède la même structure que celui du *L. Commersonii*.

3. *Latania Loddigesii*, Mart.

L'embryon a la même structure que ceux des deux espèces précédentes.

§ 11. — **Borassus** L.

Borassus flabelliformis L.

A. *Embryon*. — L'embryon est de très grandes dimensions

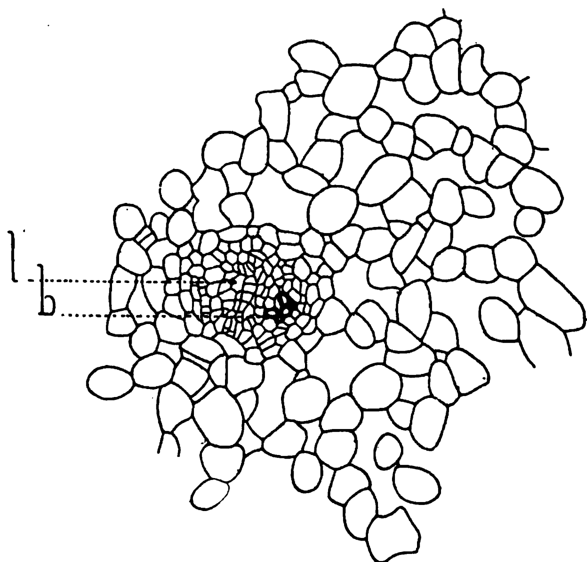


Fig. 41. — Coupe transversale dans la partie moyenne d'un jeune cotylédon de *Borassus flabelliformis*. — Un faisceau libéro-ligneux avec son bois en *b* et son liber en *l*.

(1 cent. 1/2 de long environ). Il est situé près du point d'attache de la graine. Il est composé de cellules petites et contient une plantule droite, dont la différenciation rappelle celle de la plantule des *Phœnix*.

B. *Germination*. — Toutes proportions gardées, la germination présente les mêmes caractères que celle d'un *Phœnix*. La première racine reste la principale.

Le cotylédon s'accroît énormément, devient globuleux. Les cellules, après avoir pris un grand accroissement, se séparent

les unes des autres et forment des trabécules, qui donnent au cotylédon un aspect spongieux (fig. 42 et 43).

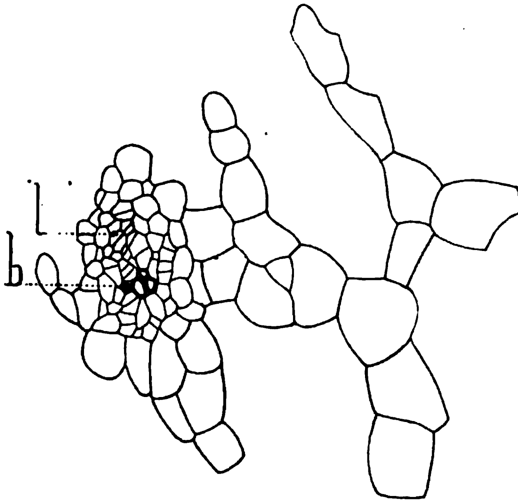


Fig. 42. — Coupe transversale dans la partie moyenne d'un cotylédon âgé de *Borassus flabelliformis*. — *b*, bois d'un faisceau libéro-ligneux ; *l*, liber du même.

§ 12. — **Raphia** P. de B.

Raphia Ruffia Mart.

Cette espèce germe

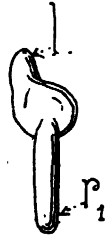


Fig. 43. — Partie externe d'une très jeune germination de *Raphia Ruffia*. — *l*, ligule en voie de développement ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

en produisant, tout contre la graine, un bourrelet duquel émergent d'abord la radicule, puis la gemmule qui se développe au début au-dessous d'une gaine qui prolifère autour d'elle (fig. 43).

§ 13. — **Calamus** L.

1. *Calamus cinnamomeus* (1).

A. *Embryon*. — L'embryon a la forme d'un cylindre. Sa partie cotylédonaire est formée par des éléments assez grands, polyédriques, laissant entre eux des méats. Il est recouvert d'un épiderme à cellules peu allongées radialement, laissant à l'extrémité radiculaire de l'embryon une petite place occupée par la trace du suspenseur, réduite à quelques cellules à parois épaissies (Pl. IX, fig. 1).

La plantule est courbe, la gemmule comporte deux feuilles

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

et la radicule n'a que son cylindre central qui soit différencié. Elle est séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de parenchyme, au milieu duquel il est impossible de distinguer une orientation qui puisse faire prévoir la place qu'occuperont plus tard l'écorce et la coiffe. Le cotylédon est parcouru par un système vasculaire rudimentaire qui paraît très réduit.

B. *Germination.* — Le pétiole cotylédonaire s'allonge et il se forme, tout contre la graine, un bourrelet, absolument comme chez l'*Archontophœnix* (fig. 44). De ce bourrelet s'échappe bientôt la première racine pendant que, du côté opposé, il forme une émergence géotropiquement négative.

A l'intérieur de cette émergence se développe le bourgeon, qui sort plus tard et se trouve aussi entouré d'une ligule. Il se produit des racines latérales dont la grosseur est voisine de celle de la première racine. Le bourgeon se développe, toujours entouré de la ligule qui, pendant un temps assez long, continue encore à proliférer autour de lui. La première feuille végétative est réduite à une gaine, la seconde possède un limbe découpé.

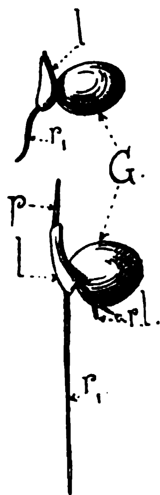


Fig. 44. — Deux états successifs d'une germination de *Calamus cinnamomeus*. — G, graine ; *p*, gemmule ; *l*, ligule ; r_1, première racine ; *r.l*, racines latérales. — 2/3 grandeur naturelle.

Les racines n'ont pas de poils absorbants, mais de nombreuses radicelles.

Au point de vue anatomique, la germination débute par l'allongement du pétiole cotylédonaire, qui se produit comme chez l'*Archontophœnix*. Il en est de même de l'expansion en bourrelet, à l'extérieur de la graine, de l'extrémité radiculaire de l'embryon. La plantule se différencie dans ce bourrelet, la radicule notamment acquiert ici une différenciation complète en cylindre central, écorce, assise pilifère et coiffe séparés de l'extérieur par une gaine radiculaire (fig. 45). L'embryon du *Calamus cinnamomeus*, à ce stade de son développement (Pl. IX, fig. 2), présente une frappante analogie avec un embryon de Graminée.

Le cotylédon, globuleux, se cloisonne activement, son assise

sous-épidermique, bien distincte, se divise, de même que l'épiderme, par des cloisons radiales.

La gaine cotylédonaire se développe activement autour du bourgeon, ses éléments se comportent absolument comme ceux du pétiole cotylédonaire au moment de sa croissance. Le bourgeon sort plus tard par la fente

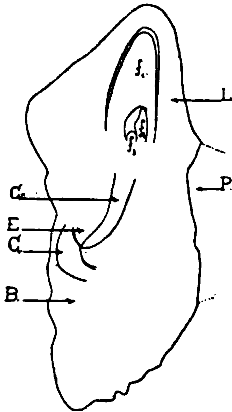


Fig. 45. — Coupe longitudinale dans le bourrelet cotylédonaire d'une très jeune germination de *Calamus cinnamomeus*. — P, pétiole cotylédonaire caché par la graine; L, ligule ; f_1, f_2, f_3, feuilles successives; Cc, cylindre central de la radicule ; E, écorce et assise pilifère; C, coiffe ; B, bourrelet cotylédonaire et gaine radiculaire.

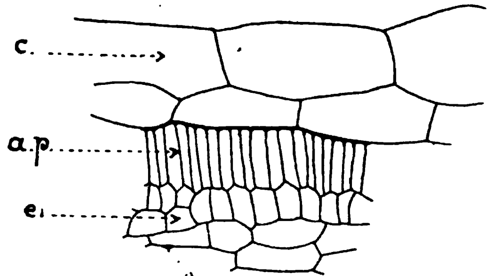


Fig. 46. — Coupe transversale dans une jeune racine de *Calamus cinnamomeus*. Gr. 347. — *c*, coiffe; *a.p*, assise pilifère; *e*, écorce.

cotylédonaire, la ligule continuant à croître, puis s'étirant et finissant par tomber lorsque le cotylédon est déjà flétri depuis longtemps.

La première racine, lorsqu'elle est jeune, possède un point végétatif qui rappelle celui d'une jeune racine d'*Archontophœnix*, l'assise pilifère partant du sommet végétatif même. Cette assise pilifère est composée d'éléments extraordinairement allongés dans le sens radial, et dont les parois externes sont légèrement épaissies (fig. 46).

2. *Calamus sp.* (Sikkim).

L'embryon a une structure très voisine de celui du *C. cinnamomeus*. La seule différence à noter est que la pointe du cylindre central se trouve beaucoup plus près de l'extérieur

(Pl. VIII, fig. 2). La germination se passe, à tous points de vue, comme celle de l'espèce précédente (fig. 48). La radicule se différencie complètement à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire, comme cela a lieu chez le *C. cinnamomeus* et il est même visible qu'ici la gaine radiculaire est non seulement déchirée, mais même en partie digérée.

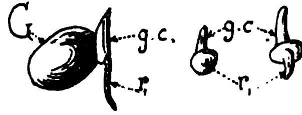


Fig. 47. — Germination d'un *Calamus* (*Cal. sp.* Sikkim). — A droite, partie externe de très jeunes germinations ; à gauche, germination plus avancée ; G, graine ; *g.c*, gaine cotylédonaire (ligule) ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

3. *Calamus sp.* (Timor).

Cette espèce possède un embryon plus petit, mais présente les mêmes caractères que le *C. cinnamomeus*.

4. *Calamus Payakombo* (1).

Cette espèce, par les caractères de son embryon, se rapproche du *Calamus sp.* de Sikkim, que nous avons étudié un peu plus haut.

Sur cette espèce, il m'a été possible de voir la naissance d'une racine latérale, qui s'échappe à l'extérieur en digérant le tissu qui l'en sépare.

5. *Calamus melanochætes* Wendl.
(*Dæmonorops melanochætes* Bl.).

Dans l'embryon, la pointe du cylindre central de la radicule est séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de tissus.

§ 14. — **Caryota** L.

1. *Caryota urens* L.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et entouré d'un épiderme à cellules peu allongées radialement.

La plantule est droite, de petite taille, et très éloignée de l'extrémité radiculaire de l'embryon, où l'on retrouve facile-

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

ment la trace du suspenseur. L'axe de la plantule coïncide absolument avec celui de l'ensemble de l'embryon.

La gemmule se compose de deux feuilles et la radicule comprend un cylindre central assez bien délimité, et une écorce et une coiffe encore confondues, le tout recouvert par une gaine radiculaire. La région où se font les cloisonnements qui vont donner la radicule n'intéresse pas, comme chez les *Phœnix*, presque toute la largeur de l'embryon.

B. *Germination.* — Elle se passe comme celle du Dattier, avec cette restriction que le pétiole cotylédonaire se renfle légèrement tout contre la graine.

La première racine reste longtemps la principale.

2. *Caryota sobolifera* Wall.

Cette espèce, dont l'embryon n'a pas été étudié, germe comme la précédente.

§ 15. — **Arenga** Labill.

Arenga saccharifera Labill.
(*Saguerus saccharifer* Bl.).

Au point de vue morphologique, la germination de cette espèce présente les mêmes caractères que la germination des espèces de *Caryota* que nous venons d'examiner. L'embryon n'a pas été étudié.

§ 16. — **Hyophorbe** Gärtn.

Hyophorbe amaricaulis Mart.

L'embryon est grand, recouvert de cellules épidermiques peu allongées radialement.

La plantule est courbe.

§ 17. — **Dypsis** Noronh.

Dypsis madagascariensis (1).

A. *Embryon.* — L'embryon est petit, conique, l'épiderme peu allongé dans le sens radial. La plantule est courbe ; la gem-

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Peradenyia.

mule se compose de deux feuilles. La radicule, comprenant un cylindre central bien délimité, une coiffe et une écorce presque confondues, est séparée de l'extérieur par une gaine radiculaire formée de deux ou trois assises de cellules et de l'épiderme, interrompu vis-à-vis de la pointe de la radicule par la trace, très visible, du suspenseur.

A la base de l'embryon se trouvent de nombreuses cellules, plus grandes que les autres, et contenant des raphides.

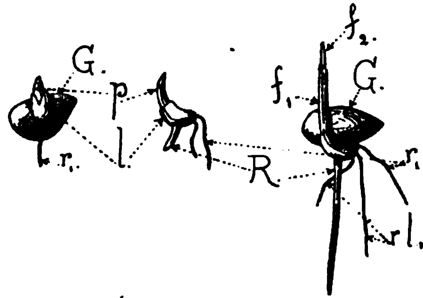


Fig. 48. — États successifs d'une germination de *Dypsis madagascariensis*. — G, graine; *p*, gemmule; f_1, f_2, feuilles successives; *l*, ligule; r_1, première racine; *r.l*, racines latérales; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

B. *Germination*. — Morphologiquement parlant, elle ressemble tout à fait à celle de l'*Archontophœnix Cunninghamiana* (fig. 48). Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines. La troisième possède un limbe étalé. La radicule et les premières racines latérates restent grêles; le rôle de racine principale est joué par une racine latérale beaucoup plus grosse que les autres. Le cotylédon prend la même forme que la graine, dont il emplit à la fin toute la cavité.

§ 18. — **Oreodoxa** Willd.

1. *Oreodoxa regia* H. B. K.

A. *Embryon*. — L'embryon est conique et son extrémité légèrement courbe. Il est recouvert d'un épiderme peu allongé radialement et parcouru par des faisceaux rudimentaires, qui, un peu au-dessus de la gemmule, ne sont plus qu'au nombre de deux.

La plantule est courbe et sa différenciation rappelle celle d'une plantule d'*Archontophœnix*.

La gemmule est située au fond d'une cavité reliée à l'extérieur par une fente, le tout étant recouvert par un épiderme en continuité avec celui du cotylédon.

B. *Germination*. — C'est une germination admotive, qui se distingue de celles que nous avons vues jusqu'ici par ce fait que la première racine reste la principale. Elle est accompagnée, à sa base, de quelques racines latérales grêles et porte de nombreuses radicelles.

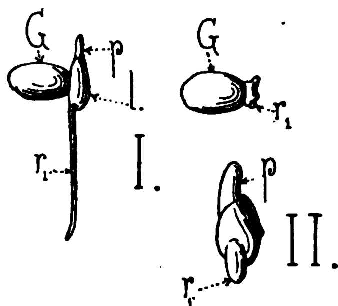


Fig. 49. — I. Deux états successifs d'une germination d'*Oreodoxa oleracea*. — II. Jeune germination du même, très grossie ; G, graine ; *p*, gemmule ; *l*, ligule ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines, la troisième présente un limbe étalé et divisé en deux lanières.

2. *Oreodoxa oleracea* Mart.

La germination présente les mêmes caractères morphologiques que ceux de l'espèce précédente (fig. 49).

§ 19. — **Howea** Becc.

Howea Forsteriana Becc.
(*Grisebachia Forsteriana* W. et Dr.)

Cette espèce germe en présentant des caractères morphologiques identiques à ceux des *Dypsis*.

§ 20. — **Calyptrocalyx** Bl.

Calyptrocalyx spicatus Bl.

A. *Embryon*. — L'embryon, conique, est de grande taille. Il est recouvert d'un épiderme à éléments allongés tangentiellement. La plantule est extrêmement courbe, l'axe de la gemmule et celui de la radicule font entre eux un angle plus petit que 90° et sont tournés tous les deux vers la base du cône embryonnaire, dans laquelle se trouve également la fente cotylédonaire.

La radicule est différenciée en un cylindre central distinct,

une écorce et une coiffe difficilement séparables l'une de l'autre, et une gaine radiculaire formée de trois ou quatre assises de cellules. La gemmule se compose de trois feuilles.

B. *Germination.* — Au début de la germination, il se produit

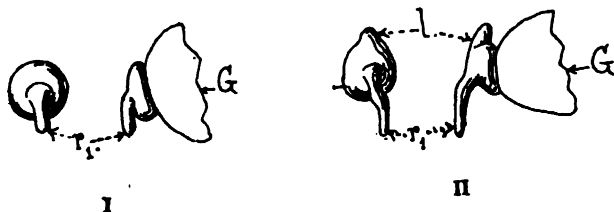


Fig. 50. — Deux états successifs d'une jeune germination de *Calyptrocalyx spicatus*. — G, graine; r_1, première racine; *l*, ligule en voie de formation. — Grandeur naturelle.

contre la graine un bourrelet d'où émergent successivement la radicule et la gemmule, entourée d'une gaine qui prolifère pour la suivre dans son accroissement (fig. 50).

§ 21. — **Nephrosperma** Balf.

Nephrosperma Van Houtteana Balf.

L'embryon est un cône à arêtes peu inclinées sur la base. Il est recouvert d'un épiderme dont les éléments sont peu allongés radialement; ils sont même allongés tangentiellement vers la partie moyenne de l'embryon. Cet épiderme recouvre, comme toujours, la fente cotylédonaire et la cavité gemmulaire.

La plantule est courbe. La gemmule se compose de deux feuilles et la radicule est extrêmement peu différenciée. La trace du suspenseur est bien visible à l'extrémité radiculaire de l'embryon.

Le cotylédon est parcouru par des faisceaux peu différenciés qui semblent, au-dessus de la plantule, se réduire au nombre de deux.

La germination n'a pas pu être observée.

§ 22. — **Verschaffeltia** Wendl.

Verschaffeltia splendida Wendl.

L'embryon est conique et contient une plantule courbe, mieux différenciée que celle du *Nephrosperma*.

§ 23. — **Kentia** Bl.

Kentia Marcarthuri (1).

L'embryon est conique et recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il est parcouru par des faisceaux peu nombreux et peu différenciés. La plantule est courbe. La germination est admotive.

La première feuille végétative est une gaine.

§ 24. — **Ptychosperma** Labill.

Ptychosperma angustifolia Bl.

L'embryon est conique, assez allongé, recouvert d'un épiderme à éléments peu allongés radialement.

La plantule est courbe et peu différenciée, le cotylédon ne semble pas être riche en faisceaux.

La germination est admotive, les deux premières feuilles sont réduites à des gaines. La première racine est bientôt accompagnée de racines latérales, qui lui sont égales en diamètre, et ne se développent pas plus qu'elle.

§ 25. — **Dictyosperma** W. et Dr.

Dictyosperma album W. et Dr.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique, recouvert d'un épiderme à éléments très allongés radialement.

La plantule est courbe; la gemmule se compose de trois feuilles, la radicule est assez bien développée. Le cylindre central est bien différencié, la coiffe et l'écorce sont presque confondues, et on peut distinguer à l'extérieur de tout ceci une

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzerg.

gaine radiculaire formée de quelques assises de cellules et de l'épiderme interrompu par le reste du suspenseur. Vers la base, l'embryon contient des cellules à raphides.

B. *Germination.* — Germination admotive se produisant comme celle de l'*Archontophœnix Cunninghamiana.* La première racine est, comme dans l'espèce précédente, accompagnée de racines latérales aussi grosses qu'elle-même.

Toutes persistent et se couvrent de nombreuses radicelles.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines. La troisième possède un limbe étalé et divisé en deux.

§ 26. — **Archontophœnix** W. et Dr.

Archontophœnix Alexandræ W. et Dr.

Cette espèce, étudiée avec le plus grand soin, a présenté, à tous les points de vue, les mêmes caractères que l'*Archontophœnix Cunninghamiana*.

§ 27. — **Pinanga** Bl.

1. *Pinanga patula* Bl.
(*Seaforthia patula* Mart.)

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il se compose de cellules plus grandes et moins nombreuses que l'embryon d'un *Archontophœnix* et paraît assez pauvre en faisceaux (Pl. X, fig. 1).

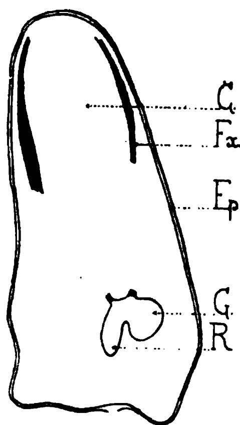


Fig. 51. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon de *Pinanga patula*. — *c*, cotylédon ; G, gemmule ; *Fx*, faisceaux ; R, cylindre central de la radicule ; *Ep*, épiderme.

La plantule est fortement courbée ; la gemmule, située au-dessous de la fente cotylédonaire, se compose de deux feuilles (fig. 51-52). La radicule ne possède, comme tissu différencié, que son cylindre central. Vers la pointe de celui-ci, située assez profondément, quelques cloisonnements font prévoir les divisions ultérieures qui donneront la coiffe et le cylindre central. La trace du suspen-

seur est très visible sur l'embryon. Vers la base du cône mb ryonnaire se trouvent de nombreuses cellules à raphides.

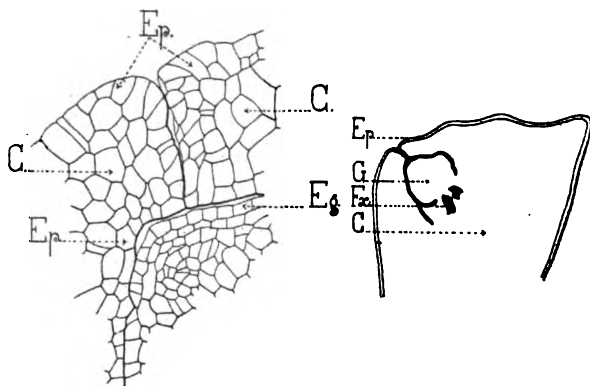


Fig. 52. — Fente cotylédonaire du *Pinanga patula*. A droite, coupe schématique de la base de l'embryon ; à gauche, la même grossie. — G, gemmule ; Eg, épiderme de la gemmule ; Fx, faisceaux ; c, cotylédon ; Ep, épiderme du cotylédon.

B. *Germination*. — Au point de vue morphologique, elle se passe comme celle des *Archontophœnix* (fig. 53). La première racine s'accompagne également de racines latérales grêles et tout ce système radiculaire est bientôt remplacé par une nouvelle racine latérale, poussant dans le prolongement de la gemmule et jouant le rôle de racine principale.

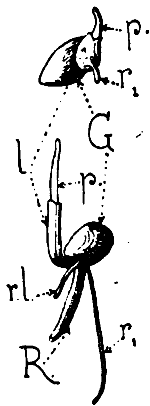


Fig. 53. — Deux états successifs d'une germination de *Pinanga patula*. — G, graine ; r_1, première racine ; *p*, gemmule ; *r.l*, racines latérales ; *l*, ligule ; R, racine latérale jouant le rôle de racine principale. — 2/3 grandeur naturelle.

Au point de vue anatomique, le pétiole cotylédonaire s'allonge le premier, portant au dehors l'extrémité radiculaire de l'embryon, qui se renfle en un bourrelet. La radicule acquiert une différenciation complète à l'intérieur de ce bourrelet et on la voit même, au moment où elle se développe, digérer la gaine radiculaire qui la sépare de l'extérieur.

Ceci est corroboré par ce fait que, lorsque la radicule est déjà développée, il est possible, partant de son point végétatif, de suivre, à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire et jusqu'à

la base de la radicule, son assise pilifère et son écorce, alors que, dans l'*Archontophœnix* ces tissus disparaissaient dès leur entrée dans le bourrelet où ils se trouvaient en concordance avec des files de cellules du cotylédon. Cette concordance est remplacée ici par une séparation complète.

La gemmule se développe également dans le bourrelet cotylédonaire, qui prolifère autour d'elle.

2. *Pinanga Kuhlii* Bl.
(*Seaforthia Kuhlii* Mart.)

Mêmes caractères, à tous points de vue, que l'espèce précédente (Pl. X, fig. 2).

§ 28. — **Areca** L.

1. *Areca Catechu* L.

L'embryon, très volumineux, est conique, composé de cellules petites et nombreuses. Il est recouvert d'un épiderme

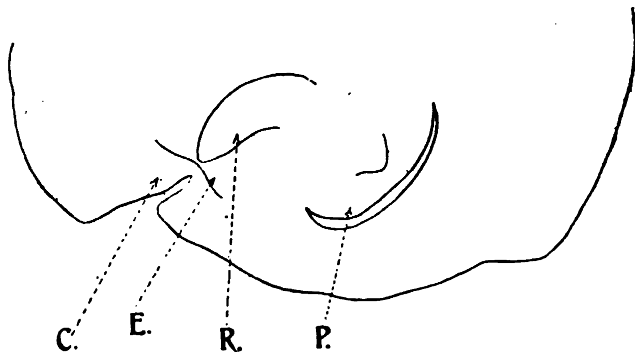


Fig. 54. — Coupe longitudinale schématique de l'extrémité radiculaire d'un embryon d'*Areca Catechu* L. — P, gemmule; R, cyl. central de la radicule; C, coiffe et gaine radiculaire.

peu allongé radialement. Le cotylédon est parcouru par plusieurs cercles de faisceaux. La plantule est très courbe ; la gemmule, composée de deux feuilles, se trouve placée vis-à-vis de la fente cotylédonaire, celle-ci s'ouvrant à la base de l'embryon (fig. 54). La radicule possède un cylindre central, courbe et bien délimité, mais la coiffe et l'écorce ne sont pas

encore différenciées. Sur le côté de la pointe de la radicule, peu distante de l'extérieur, l'embryon présente un repli très marqué. Enfin on trouve, répandues dans tout l'embryon, de nombreuses cellules à raphides.

2. *Areca triandra* Roxb.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique et entouré d'un épiderme peu allongé radialement (Pl. XI, fig. 1).

Le cotylédon est formé de files de cellules polyédriques, allongées dans le sens de la longueur des files, et il est parcouru par de nombreux jeunes faisceaux. La plantule est très courbe; la gemmule se compose de trois feuilles, la radicule ne se compose que du cylindre central, les tissus qui séparent la pointe de celui-ci de l'intérieur n'étant pas différenciés. La trace du suspendeur est peu visible.

B. *Germination.* — Germination admotive rappelant celle des *Archonthophœnix*. La première racine reste longtemps la principale, elle s'accompagne ensuite de racines latérales de plus en plus grosses qui jouent successivement le rôle de racine principale.

Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines.

Au point de vue anatomique, la germination débute par l'allongement du pétiole cotylédonaire. Il y a ensuite formation d'un bourrelet contre la graine et différenciation, à l'intérieur de ce bourrelet, de la radicule et du bourgeon. La radicule acquiert une différenciation absolument complète en cylindre central, écorce et coiffe à l'intérieur du bourrelet. Elle est recouverte par deux ou trois assises représentant la gaine radiculaire.

Le bourgeon se développe au-dessous de la gaine qui lui est formée par le bourrelet et qui prolifère autour de lui, lui formant une ligule.

3. *Areca rubra* Bory. (*Acanthophœnix rubra* Wendl).

A. *Embryon*. — L'embryon, conique et allongé, est recouvert d'un épiderme peu allongé radialement. Il est formé de files de cellules longues disposées suivant sa longueur, au milieu desquelles se trouvent des faisceaux rudimentaires, paraissant, au-dessus de la plantule, se réduire à six.

La plantule est courbe, la gemmule se compose de deux feuilles. La radicule comporte un cylindre central assez bien délimité, à la pointe duquel le tissu de l'écorce se distingue assez nettement. Il se reconnaît à ses cloisonnements nombreux et à leur orientation, et il forme une sorte de croissant dont les deux pointes viennent presque toucher l'épiderme de la base du cône embryonnaire. Entre les pointes du croissant est le tissu qui formera la coiffe, séparé de l'extérieur par la gaine radiculaire et l'épiderme.

On trouve à la base de cet embryon de nombreuses cellules à raphides.

B. *Germination*. — Au point de vue morphologique, cette espèce germe comme l'espèce précédente.

La radicule n'acquiert pas, comme cela a lieu chez l'*Areca triandra*, une complète différenciation à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire. Elle exfolie sa gaine radiculaire en achevant sa différenciation et son origine endogène est alors mise en évidence par ce fait que l'assise pilifère vient se raccorder avec des assises de cellules situées profondément dans le bourrelet cotylédonaire, de la même façon que chez les *Archontophœnix*.

4. *Areca sapida* Mart. (*Rhopalostylis Baueri* W. et Dr.).

Embryon petit, rappelant par sa constitution celui de l'*Areca triandra*. Plantule courbe (Pl. XI, fig. 2).

5. *Areca madagascariensis* (1).

Mêmes observations qu'au sujet de l'espèce précédente. Embryon très petit.

(1) Graines reçues sous ce nom du Jardin botanique de Buitenzorg.

§ 29. — Cocos L.

1. *Cocos australis* Mart.

A. *Embryon.* — L'embryon est conique, formé, comme toujours, de files de cellules régulièrement orientées et recouvert d'un épiderme à cellules peu allongées radialement. Cet épiderme est interrompu par la trace, très visible, du suspenseur.

La plantule, courte et globuleuse, est légèrement courbe ; la gemmule se compose de deux feuilles. Le cylindre central et l'écorce de la radicule sont déjà bien visibles et recouverts d'une coiffe et d'une gaine radiculaire en relation étroite l'une avec l'autre.

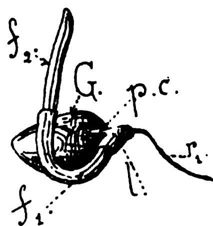


Fig. 55. — Germination de *Cocos campestris*. — G, graine ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; r_1, première racine ; *l*, ligule ; f_1, f_2, feuilles successives. — 2/3 grandeur naturelle.

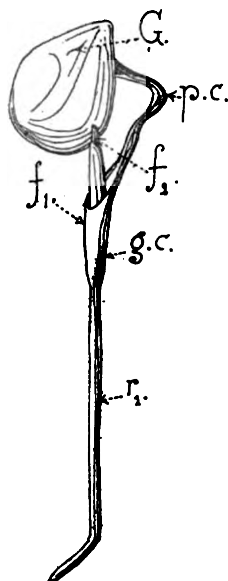


Fig. 56. — Germination de *Cocos plumosa*. — G, graine ; *p.c*, pétiole cotylédonaire ; *g.c*, gaine cotylédonaire ; f_1, f_2, feuilles successives ; r_1, première racine. — 2/3 grandeur naturelle.

B. *Germination.* — La germination est admotive, la première racine reste longtemps la principale et se couvre de radicelles. Les deux premières feuilles végétatives sont réduites à des gaines.

2. *Cocos campestris* Mart.

L'embryon ressemble à celui de l'espèce précédente et possède une plantule courbe.

La germination est admotive, la première feuille est réduite à une gaine. La première racine reste seule et joue le rôle de racine principale (fig. 55).

3. *Cocos plumosa* Hook.

L'embryon est très allongé et contient une plantule droite.

La germination est rémotive et tubulée. La première racine se couvre de radicelles et reste la principale (fig. 56).

§ 30. — **Jubœa** H. B. K.

Jubœa spectabilis H. Bonpl.

A. *Embryon.* — L'embryon, cylindro-conique, est de grande taille, et formé d'un cotylédon composé de cellules petites contenant une plantule courbe, le tout recouvert par un épiderme peu allongé radialement.

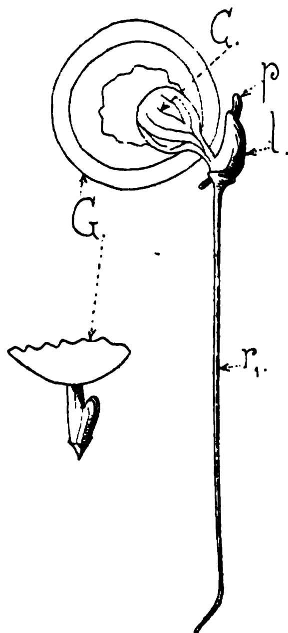


Fig. 57. — Deux états successifs d'une germination de *Jubœa spectabilis*. — G, graine ; *p*, gemmule ; r_1, première racine ; *c*, cotylédon ; *l*, ligule. — 2/3 grandeur naturelle.

Le cylindre central de la radicule est assez bien différencié. A l'extérieur on trouve une écorce et une coiffe confondues, recouvertes par une gaine radiculaire. La gemmule se compose de trois feuilles.

B. *Germination.* — Au point de vue morphologique comme au point de vue anatomique, la germination du *Jubœa spectabilis* rappelle celle du *Sabal umbraculifera* (fig. 57).

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

§ 1. — Résumé et faits nouveaux.

1° *Embryon*. — La structure des embryons de Palmiers nous est maintenant familière.

Ils peuvent se ranger en plusieurs catégories.

1° Embryons dont la plantule est droite et dans l'axe de l'organe.

2° Embryons à plantule droite et non dans l'axe de l'organe.

3° Embryons à plantule courbe.

Osenbrüg avait déjà remarqué que les plantules de quelques embryons sont courbes, mais il n'avait pas vu que la plantule droite de certains embryons peut être placée dans une direction oblique à celle de l'axe de ces embryons.

L'embryon n'est pas entouré par un épiderme continu comme le pensait M. Flahault. Cet épiderme est interrompu, vis-à-vis de l'extrémité radiculaire, pour laisser la place aux restes du suspenseur, plus ou moins visibles suivant les espèces et occupant toujours un espace très restreint.

L'embryon possède, comme l'ont vu tous les auteurs, une fente cotylédonaire, mais celle-ci manque chez le *Livistona chinensis*. Cette fente est disposée suivant une génératrice du cône embryonnaire, sauf chez les espèces à plantule très courbe (*Areca Catechu*, *Calyptrocalyx spicatus*).

L'épiderme général est, suivant les espèces et parfois même suivant les régions de l'embryon, allongé tantôt dans le sens tangentiel, tantôt dans le sens radial, mais on ne peut, à ce sujet, établir de règle générale. La plantule se compose d'une gemmule dont deux ou trois feuilles sont développées, et d'une radicule dont les diverses parties sont inégalement différenciées.

Le cylindre central est presque toujours bien visible, sauf chez le *Licuala horrida*. Il est plus ou moins bien développé suivant les espèces. Chez le *Phœnix* c'est un cône de parenchyme dont les éléments superficiels sont un peu plus allongés ; chez

les *Archontophœnix*, *Calamus*, etc., au contr ire, il est formé d'éléments tous allongés et sa limite est beaucoup plus visible. *Le cylindre central de la radicule correspond à la radicule des auteurs*. Sur ses côtés on rencontre un tissu semblable à celui du cotylédon. A l'extérieur de sa pointe, et s'étendant à droite et à gauche, se trouve une région en voie de cloisonnement. Au cours de notre exposé, nous avons toujours désigné cette région sous le nom de « région M ». C'est, en somme, un *méristème externe au cylindre central*. C'est de lui que proviennent, dans tous les cas, la coiffe et l'écorce. La partie la plus interne de ce méristème donne en effet, avec les parties du cotylédon situées de chaque côté du cylindre central, l'écorce de la radicule pendant que sa partie la plus externe donne la coiffe.

Le méristème externe au cylindre central présente d'importantes variations :

Il peut en premier lieu n'être point différencié (*Pinanga*). En second lieu, il peut être différencié sans qu'il soit possible, en étudiant la direction des cloisonnements, d'y distinguer une région externe et une région interne (*Archontophœnix*). Enfin ces deux régions peuvent être visibles (*Phœnix*), mais je n'ai observé, dans aucun embryon avant germination, la présence d'une assise pilifère.

Chez les espèces à germination rémotives, le méristème externe s'étend latéralement de chaque côté du cylindre central, presque jusqu'à l'épiderme du cotylédon, isolant ainsi à peu près complètement les tissus qui se trouvent au-dessous d'elle. Chez les espèces admotives, au contraire, cette même région s'étend peu à droite et à gauche du cylindre central et se trouve, sur ses parties latérales, séparée de l'extérieur par une grande épaisseur de tissu cotylédonaire.

En résumé : *l'écorce et la coiffe de la radicule de l'embryon mûr ne sont pas différenciées ou sont confondues en une zone où se font des cloisonnements nombreux*.

Enfin le méristème externe, quelle que soit son étendue, est séparé de l'extérieur, vers sa partie inférieure, par plusieurs assises de cellules cotylédonaires (de deux à quinze), qui, au cours du développement, ne se cloisonnent pas et forment une gaine radiculaire. *Les radicules de tous les embryons qui ont été*

étudiés possèdent une gaine radiculaire. Cette gaine ne correspond pas au tissu que MOHL représentait séparant la radicule de l'extérieur, puisque la « radicule » de Mohl n'était que le cylindre central de cet organe.

M. FLAHAULT seul a entrevu, chez le *Phœnix dactylifera*, une gaine radiculaire, mais il faut remarquer que, chez cette espèce, cette gaine disparaît très vite, lorsque la germination a atteint une certaine longueur, étirée par la pression interne et exfoliée par le frottement dans le sol.

Chez les embryons très jeunes de *Phœnix* que nous avons étudiés, nous avons vu que le cylindre central de la radicule est d'abord différencié, et qu'ensuite se produit la différenciation d'un méristème externe au cylindre central aux dépens du tissu embryonnaire. Il en est de même chez les embryons extraits des graines mûres de *Pinanga* qui ne présentent que leur cylindre central différencié. *Ce méristème donne l'écorce et la coiffe de la première racine.*

Ainsi, chez les embryons de Palmiers, *le cylindre central de la radicule et la gemmule sont tout d'abord différenciés, plus tard se différencient l'écorce et la coiffe aux dépens du parenchyme uniforme qui constitue la masse de l'embryon.*

La portion de l'embryon située entre le méristème externe et l'extérieur, ou, lorsque ce méristème n'existe pas, entre la pointe du cylindre central et l'extérieur, correspond à ce que MOHL nommait : *zone hyaline.*

On voit qu'il est extrêmement difficile d'assigner une limite au cotylédon et à la radicule. La figure de PAYER ne correspond donc à aucune réalité précise. En réalité : *on peut considérer que toutes les parties de la jeune plantule sont enveloppées par du tissu cotylédonaire dont les diverses régions prendront, suivant leur position et suivant la forme de la plantule, des significations différentes lorsque l'embryon aura germé.*

La partie supérieure de l'embryon deviendra le suçoir ou limbe cotylédonaire. Elle est toujours formée de séries régulières de cellules, laissant entre elles des méats, et elle est parcourue par des faiscsaux non encore différenciés en bois et liber.

Ces faisceaux forment, en général, un seul cercle à la partie

supérieure du cotylédon. Ils sont en cet endroit nombreux et disposés près de la périphérie de l'organe.

Si l'on descend vers le bas, le nombre des faisceaux diminue parce qu'ils se réunissent les uns aux autres. Ils se rapprochent en même temps du centre de l'embryon.

Nous arrivons ainsi dans la partie de l'embryon qui est située immédiatement au-dessus de la gemmule. C'est cette partie moyenne de l'embryon qui formera le pétiole et, dans le cas des germinations rémotives tubulées, la gaine du cotylédon. Ce pétiole ne s'allonge, chez les germinations admotives, que juste assez pour que l'extrémité radiculaire de l'embryon apparaisse au dehors.

Dans cette région, le nombre des faisceaux se réduit beaucoup : 6 chez les *Phœnix*, 4 chez un grand nombre d'espèces, 5 chez *Licuala*.

En général le plan de symétrie du pétiole cotylédonaire ne passe par aucun de ces faisceaux. On ne peut d'ailleurs attacher aucune importance à ce fait, car nous avons vu que le plan de symétrie de jeunes embryons de *Phœnix canariensis* est différent de ce qu'il sera dans les embryons des graines mûres et qu'il passe par un faisceau alors plus gros que les autres.

Parfois les faisceaux sont disposés, à la partie supérieure du cotylédon embryonnaire, sur deux cercles (*Livistona chinensis*). Ils ne forment plus, dans ce cas, qu'un seul cercle au-dessus de la gemmule.

Les parties du cotylédon qui entourent la gemmule donneront, chez les germinations tubulées, la gaine cotylédonaire. Chez les germinations admotives, la ligule sera formée seulement par les régions qui avoisinent la fente cotylédonaire, les autres régions entourant la gemmule contribuant à former le bourrelet cotylédonaire.

Enfin chez les germinations rémotives ligulées, les régions voisines de la fente cotylédonaire forment également la ligule, tandis que les régions situées de l'autre côté de la gemmule donneront la base du pétiole du cotylédon.

Les faisceaux traversent cette région de diverses façons et se recourbent sous la gemmule.

Les portions du cotylédon situées au-dessous de la base de la

gemmule donneront : les plus voisines du cylindre central de la radicule, l'écorce de celle-ci ; les plus éloignées et celles qui latéralement séparent le méristème externe de l'extérieur, le bourrelet cotylédonaire chez les germinations admotives.

Chez les germinations rémotives, la portion de l'embryon située au-dessus du méristème externe donne ce qu'on peut appeler l'écorce de l'axe hypocotylé, concurremment avec les parties les plus latérales de cette région M, et les parties latérales à ce méristème forment l'extrémité supérieure de la gaine radiculaire.

Enfin, ce qui est au-dessous de la région M constitue la gaine radiculaire.

2° *Morphologie de la germination. — La morphologie externe de la germination des Palmiers est en relation directe avec la structure de l'embryon.*

Les germinations ligulées proviennent d'une plantule courbe, les germinations tubulées d'une plantule droite et située dans l'axe de l'embryon. Enfin, les germinations tubulées chez lesquelles il se produit une légère prolifération à la base du bourgeon ont une plantule droite, mais située obliquement par rapport à l'axe de l'embryon.

D'autre part, chez les germinations rémotives, le méristème externe au cylindre central s'étend sur presque toute la largeur de l'embryon, alors qu'il occupe une place beaucoup plus restreinte chez les embryons à germination admotive.

La forme du suçoir, lorsqu'il a acquis son complet développement, n'est pas autre chose que la forme exacte de l'albumen corné qui remplissait la graine.

Enfin, le système radiculaire se développe d'une façon variable et intéressante.

La première racine est souvent grêle et éphémère (chez la plupart des germinations admotives).

Dans d'autres cas, elle est plus grosse et joue un certain temps le rôle de racine principale (germinations rémotives et *Areca*).

Elle peut ne pas présenter de racines latérales (*Sabal*).

Presque toujours, elle en présente deux sortes : les unes sont grêles et éphémères et se produisent à la base de la première racine, non dans le prolongement de la gemmule (*Phœnix*, *Archontophœnix*, etc.); les autres sont aussi grosses et presque toujours plus grosses que la première racine, situées dans le prolongement de la gemmule, et jouent à leur tour le rôle de racine principale (*Washingtonia*, *Phœnix*, *Dypsis*, *Archontophœnix*, etc.). Les premières naissent plusieurs à la fois, tandis qu'il ne naît qu'une seule des secondes.

Enfin, chez certaines espèces (*Trachycarpus*), toutes les racines latérales sont à peu près de même grosseur que la première racine et prennent un développement égal au sien.

Chez les *Sabal*, il se produit des racines latérales, mais seulement sur le stolon.

3° *Anatomie de la germination. — La croissance en longueur du pétiole cotylédonaire se produit par un processus très simple; les cellules s'allongent et se cloisonnent, puis les cellules formées s'allongent à leur tour.*

Cet allongement est très marqué chez certaines espèces (*Phœnix*), beaucoup moins dans d'autres (germinations ligulées).

La croissance du suçoir est due à l'accroissement en volume des cellules du cotylédon embryonnaire. En outre, lorsque le suçoir s'allonge, ses cellules se cloisonnent comme celles du pétiole cotylédonaire.

Les cellules de l'épiderme se cloisonnent plusieurs fois radialement, de façon que ce tissu suive l'accroissement en volume du parenchyme du suçoir.

Il existe très souvent une assise sous-épidermique différenciée du reste du parenchyme, et dont les cellules restent petites.

Ces cellules se cloisonnent, comme celles de l'épiderme, dans le sens radial, mais ne servent pas à la croissance en épaisseur du cotylédon.

En effet, nous avons vu que si chez des espèces dans lesquelles l'assise sous-épidermique est bien marquée, on fait des coupes, à la même hauteur, dans un cotylédon embryonnaire et dans un cotylédon âgé, on peut constater que les faisceaux libéro-

ligneux ne se sont pas écartés de la surface du cotylédon. Je me trouve, à ce sujet, en désaccord avec tous les auteurs, sauf avec GODFRIN. Il convient de remarquer que cet auteur a étudié seulement le *Latania Borbonica* (*Livistona chinensis* Mart.), et que, chez ce Palmier, il n'y a pas d'assise sous-épidermique différenciée.

Chez les germinations admotives, il se produit toujours, au début, un bourrelet tout contre la graine. Ce bourrelet se produit grâce à l'accroissement en volume des cellules formant la base de l'embryon ; il renferme la plantule. La gemmule se différencie à l'intérieur de ce bourrelet dont les cellules se cloisonnent pour entourer le jeune bourgeon d'une *gaine ascendante* ou *ligule*.

Cette ligule s'allonge, autour du bourgeon, par des cloisonnements d'un mode tout à fait identique à celui par lequel se produit l'allongement du pétiole cotylédonaire.

Chez les germinations rémotives, plusieurs cas peuvent se présenter :

1° Le pétiole cotylédonaire et la gaine s'allongent au maximum, c'est-à-dire que toutes les cellules en sont allongées et ne se cloisonnent plus. Alors *la gemmule croît et se creuse pour ainsi dire elle-même une gaine. La pression interne produite par la croissance en volume du bourgeon fait ouvrir la gaine* (Phœnix);

2° Les cellules qui entourent la gemmule peuvent encore se cloisonner; *celle-ci se développe latéralemant et il se forme une ligule, comme cela avait lieu chez les germinations admotives.*

Le bourgeon sort par la fente cotylédonaire (Sabal);

3° La gemmule se développe dans une direction un peu oblique à l'axe de l'embryon. *Le pétiole et la gaine cotylédonaires peuvent encore se cloisonner, quoique beaucoup moins activement que dans le premier cas. Il se forme, à la base du bourgeon, des languettes ou une très légère gaine circulaire* (Trachycarpus, Livistona).

La gaine radiculaire existe toujours. Elle peut être exfoliée ou digérée.

A propos de la structure de l'embryon, nous avons rappelé comment se différencie la radicule. La *région M*, très étendue, ainsi que nous l'avons remarqué, chez les embryons à germi-

nation rémotive, *sert en partie, au cours de la germination, à accroître en diamètre la partie inférieure de la gaine radiculaire et l'axe hypocotylé.* Elle prend en effet la forme d'un croissant dont les deux pointes enserrent la gemmule.

Ces deux pointes se cloisonnent activement et accroissent ainsi le volume des parties correspondantes de l'embryon.

L'assise pilifère n'apparaît toujours que tardivement, d'abord assez loin du point végétatif qu'elle atteint dans quelques cas (Calamus, Archontophœnix), *alors qu'elle ne l'atteint jamais dans d'autres* (Phœnix).

Je pense que ce sont principalement les racines de faible diamètre qui possèdent des initiales distinctes pour la coiffe et l'assise pilifère, alors que chez les grosses racines les initiales sont toujours confondues.

Dans un même ordre d'idées, Borzi a remarqué que les grosses racines latérales ont tendance d'abord à posséder des groupes distincts d'initiales, et que plus tard ces groupes se confondent en un groupe commun.

L'assise pilifère est souvent irrégulière, comme l'a vu Drabble, et *parfois dédoublée.*

Enfin, je n'ai vu de poils absorbants que chez le *Trachycarpus Martiana*, le *Trachycarpus Fortunei* (racine, gaine et pétiole cotylédonaires) et chez le *Livistona chinensis* (gaine et pétiole cotylédonaires).

§ 2. — **Considérations générales.**

1° Si nous nous proposons maintenant de comparer les embryons de Palmiers à ceux d'autres Monocotylédones, il nous sera impossible de le faire sans tenir compte de quelques remarques.

Si l'on considère des embryons extraits des graines mûres de toute une série de plantes, il est certain que ces embryons ne sont pas comparables, car ils n'ont pas, au point de vue du développement, le même âge. Il est bien évident, par exemple, que l'on ne peut comparer l'embryon indifférencié d'une Orchidée, avec celui, tout à fait différencié, d'une Graminée.

Ceci posé, considérons un embryon de *Calamus* ayant com-

mencé à germer, par exemple, comme celui dont le schéma est représenté par la figure 45.

On est frappé par l'analogie qui existe entre cet embryon et celui, par exemple, qu'on extrait d'une graine mûre de *Zea Mays*. Radicule et gemmule paraissent être au même stade de différenciation. L'indépendance de la radicule du *Calamus* est un peu moindre que celle du Maïs, mais l'une et l'autre, à la germination, digéreront leur coléorhize pour apparaître à l'extérieur. On peut donc rapprocher les embryons des germinations admotives de ceux des *Graminées*, — les embryons des *Calamus*, *Pinanga*, dont la première racine sort par digestion, en étant les plus rapprochés, alors que les embryons d'*Archontophœnix*, par exemple, en sont plus éloignés.

L'embryon des *Musacées* (1) se rapproche beaucoup de celui des Palmiers à germination admotive. Il est vraisemblable, d'après ce qu'on sait (2) des embryons des *Cannacées* et des *Zingibéracées*, qu'ils présentent également une structure très voisine de celle de l'embryon des Palmiers à germination admotive.

Les embryons des Palmiers à germination rémotive sont pour ainsi dire moins endogènes que les autres, c'est-à-dire que leur radicule naît moins profondément. Il me paraît vraisemblable qu'ils se rapprochent des embryons des *Aroïdées*.

Ainsi, chez *Arum maculatum*, par exemple, j'ai observé que l'assise pilifère est en continuité avec une file de cellules située immédiatement au-dessous de l'épiderme général du cotylédon, de sorte que, dans cette espèce, la radicule est encore moins endogène que dans les embryons des Palmiers à germination rémotive. Les *Joncacées* (3) paraissent, à ce point de vue, présenter des caractères à peu près semblables. Enfin, chez certains *Fluviales* (*Alisma*), il semble bien (4) que la radicule soit exogène, son assise pilifère étant en continuité avec l'épiderme général du cotylédon. Il en est de même dans le genre *Allium* (4).

(1) C.-L. Gatin, *Sur la radicule embryonnaire du* Musa ensete *Gmel.* (Bull. de la Soc. Bot. de France, t. LII, 1905, p. 638-640, pl. VIII).

(2) Tschirch, *Physiologische Studien uber die Samen, inbesondere die Saugorgane derselben* (Ann. Buitenzorg, vol. IX, 1891, p. 143-183).

(3) M. Laurent, *Recherches sur le développement des Joncées* (Thèse de la Faculté des Sc., Paris, 1904).

(4) Hanstein, *Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dicotylen* (Botanische Abhandlungen, t. I, Bonn, 1870, p. 1-99, 17 planches).

Enfin, chez les embryons des *Joncacées* et des *Aroïdées*, la radicule possède un diamètre très voisin de celui de l'embryon, comme cela a lieu chez les embryons de Palmiers à germination rémotive. Toutes ces considérations nous permettent donc de rapprocher les Palmiers des *Graminées*, non seulement par les caractères de leur radicule embryonnaire, mais encore par la très grande différenciation de leurs embryons.

2° Ceci nous amène à considérer que la germination des Palmiers comporte deux phases. La première correspond à l'allongement externe du cotylédon. Je pense qu'on doit la considérer, non pas comme le début de la germination, mais comme la fin de la maturation de l'embryon.

Cette première phase n'existe pas, en effet, chez les Graminées.

Au début de la germination, les racines et le bourgeon de ces plantes se développent sur place, sans que ceci soit précédé d'une phase de différenciation, caractérisée par des changements dans la position relative des diverses parties de l'embryon.

La seconde phase est la germination proprement dite. Elle correspond à la germination des Graminées.

3° Les formes extérieures de la germination des Palmiers, sont en relation directe avec la structure interne de leurs embryons.

Je pense que cette règle s'applique non seulement aux Palmiers, mais aux Monocotylédones en général.

4° Enfin, il est impossible de terminer ces considérations générales sans dire un mot des théories qui ont été soutenues par Miss Ethel Sargant (1).

Pour cet auteur, le cotylédon unique des Monocotylédones provient de la soudure des deux cotylédons ancestraux des Dicotylédones. Il ne m'appartient pas de juger les arguments que Miss Sargant tire de l'étude des germinations des familles autres que celle des Palmiers, mais, en ce qui concerne cette dernière, je ne puis accepter ces arguments.

C'est ainsi que, comparant le cotylédon du Dattier aux deux lobes d'un cerveau, elle pense que ce lobe est bifide et voit dans

(1) Miss Ethel Sargant, *loc. cit.*

ce caractère la trace de la fusion des cotylédons. Ce raisonnement est sans valeur puisque la forme des cotylédons est déterminée, ainsi que nous l'avons vu, par la forme de la cavité interne de la graine.

En ce qui concerne la nervation du cotylédon, nous avons vu que le cotylédon de *Phœnix*, s'il ne possède pas de nervure médiane dans un embryon non mûr, en possède une dans un embryon mûr, par conséquent, sur ce point encore, les arguments de Miss Sargant ne peuvent être considérés comme valables.

Il serait par trop téméraire de baser une théorie sur l'étude d'une seule famille, mais je pense que ce que nous avons vu chez les Palmiers pourrait plutôt nous ramener aux idées de A. DE JUSSIEU, qui considérait le cotylédon des Monocotylédones comme la première feuille de la plante, en s'appuyant sur l'étude du développement et sur la présence presque générale d'une fente qui marquerait le point où se rejoignent les deux bords de la feuille cotylédonaire repliée.

Quoi qu'il en soit, de semblables études doivent être faites, non seulement sur des germinations, mais en suivant avec un soin scrupuleux la formation de l'embryon chez un grand nombre de plantes.

L'étude approfondie de l'embryologie et de l'embryogénie des groupes peut seule apporter quelque lumière sur les relations phylogéniques qui les relient entre eux.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES CHIMIQUES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

Il y a très longtemps qu'on a remarqué que l'albumen corné du Dattier se ramollit au cours de la germination (1). Plus tard, SACHS (2) étudia, au point de vue chimique, la germination du Dattier et admit que la cellulose de réserve qui forme les membranes des cellules de l'albumen se liquéfie et passe ainsi dans l'organe de succion et de là dans la jeune plantule où elle sert à former, pensait l'illustre botaniste, les membranes des cellules de la jeune plante.

Il supposait également que l'épiderme du suçoir contenait une substance propre à faciliter la germination.

Depuis les travaux de SACHS, une foule de mémoires, parus pour la plupart très récemment, sont venus nous éclairer, d'abord sur la nature chimique de la réserve de la graine des Palmiers, et en second lieu sur l'action des diastases qui, au moment de la germination, dissolvent cette réserve.

La nature chimique de l'albumen des graines de Palmiers a été déterminée par REISS (3) qui, en employant la méthode de Braconnot, obtint par hydrolyse d'albumens de *Phœnix dactylifera* L. et de *Phytelephas macrocarpa* R. et P. un sucre

(1) Camerarius, *Hortus medicus et philosophicus* (Francfort-sur-le-Mein, 1588). — Malpighi, *Opera posthuma* (Londres, 1697). — Mohl, *Historia naturalis Palmarum* (Munich, 1823-1850).

(2) Sachs, *Zur Keimungsgeschichte der Dattel* (Botanische Zeitung XX Jahrg., n° 31, août 1862).

(3) Reiss, *Ueber die in den Samen als Reservstoff abgelagerte Cellulose und eine erhaltene neue Zuckerart, die « Seminose »* (Ber. d. d. Chem. Ges., XXII, p. 609, 1889).

nouveau, qu'il appela le *seminose* et qui fut identifié, par FISCHER et HIRSCHBERGER (1), avec le *mannose*, nouvellement découvert par ces auteurs (2).

SCHULZE (3), un peu plus tard, signala la présence des galactanes à côté des mannanes dans un certain nombre de graines de Palmiers : *Cocos nucifera* L., *Elæis guinensis* Jacq., *Phœnix dactylifera* L.

Enfin, tout récemment une étude méthodique de l'albumen d'un certain nombre de Palmiers a été faite par M. LIÉNARD (4), qui est arrivé à cette conclusion que la réserve des graines de Palmiers est formée, en grande partie, de mannanes, accompagnées d'une très faible proportion de galactanes. En outre ces graines contiennent une petite quantité de saccharose accompagnée de sucre réducteur en faible proportion.

La présence du saccharose a d'ailleurs été démontrée en même temps par GRÜSS (5).

Enfin, il est une question qui semble avoir vivement préoccupé M. BOURQUELOT et ses élèves, c'est celle de la condensation des mannanes d'une graine donnée.

En effet, en 1901, MM. BOURQUELOT et HÉRISSEY (6) montraient que si, pendant un temps limité (1 h. 30), on traite de la poudre d'albumen de *Phœnix canariensis* par un acide minéral faible (acide sulfurique à 3 p. 100), on n'hydrolyse qu'une partie de cet albumen. Une nouvelle opération, faite pendant 1 h. 30 avec l'acide à 4 p. 100, hydrolyse une nouvelle portion d'albumen, et enfin la totalité n'est hydrolysée que par l'acide à 75 p. 100. D'autre part, si on laisse l'albumen en

(1) Fischer et Hirschberger, *Ueber Mannose*, III et IV (Ber. d. d. chem. Ges., XXII, p. 1155 et 3218, 1889).

(2) Fischer et Hirschberger, *Ueber Mannose* (Ber. d. d. chem. Ges., XXI, p. 1805, 1888).

(3) Schultze, *Zur Chemie der Pflanzenmembranen* (Zeitschr. f. phys. Chem., XIV, p. 227, 1889 ; p. 387, 1892).

(4) Liénard, *Sur la composition des hydrates de carbone de réserve de l'albumen, de quelques Palmiers* (C. R. de l'Académ. des Sc., 13 octobre 1902). — *Étude des hydrates de carbone de réserve de quelques graines de Palmiers* (Thèse de Pharmacie, Paris, 1903).

(5) Grüss, *Ueber den Umsatz der Kohlenhydrate bei der Keimung der Dattel* (Ber. d. d. bot. Ges., XX, p. 36, 1902).

(6) Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine de* Phœnix canariensis *Hort., et sur les phénomènes qui accompagnent la germination de cette graine* (C. R. de l'Académ. des Sc., t. CXXXIII, p. 302, 1901).

contact pendant 12 heures avec de l'acide sulfurique à 70 p. 100 et qu'ensuite on porte ce mélange pendant 1 h. 1/2 à l'autoclave à 110°, on obtient une hydrolyse complète.

De ces résultats les auteurs tirent cette conclusion que l'albumen de la graine de *Phœnix canariensis* contient des hydrates de carbone, des mannanes, de condensations diverses, hydrolysables seulement par des acides de plus en plus concentrés. Des résultats absolument analogues ont été publiés par M. Liénard (1).

M. Goret (2) a étudié avec beaucoup de soin les conditions de l'hydrolyse des mannanes par les acides. Bien que cet auteur se soit adressé à des graines de plantes n'appartenant pas à la famille des Palmiers, il importe de tenir compte de ses résultats, toutes les graines à albumen corné présentant, au point de vue de l'hydrolyse, des propriétés très semblables, malgré les différences qui existent lorsqu'on passe d'une graine d'une espèce à celle d'une autre espèce, dans la condensation de la mannane de réserve.

M. Goret arrive, en premier lieu, en étudiant l'albumen de *Gleditschia Triacanthos* L. (Légumineuses) aux conclusions suivantes :

« 1° Que plus la quantité d'albumen mise à hydrolyser est faible, « plus il se forme, proportionnellement, de sucre réducteur » ;

« 2° Que l'hydrolyse se fait beaucoup plus facilement et « beaucoup plus complètement quand la division de l'albumen « est plus grande » ;

« 3° Que l'on obtient plus de sucre réducteur quand, pour « une même quantité d'albumen, on augmente la quantité « d'eau acidulée. »

En outre, sur le même albumen, M. Goret a répété des essais faits antérieurement par MM. Em. Bourquelot et Laurent (3) sur l'albumen de la Fève de Saint-Ignace et de la Noix vomique.

(1) Liénard, *loc. cit.*

(2) Goret, *Etude chimique et physiologique de quelques albumens cornés de graines de légumineuses* (Thèse de pharmacie, Paris, 1901).

(3) Em. Bourquelot et Laurent, *Sur la nature des hydrates de carbone de réserve contenus dans l'albumen de la Fève de Saint-Ignace et de la Noix vomique* (Journal de Pharmacie et de Chimie, 1er octobre 1900, t. XII, p. 513).

Ces essais consistent en des séries d'hydrolyses dans lesquelles on fait varier d'abord le temps de l'hydrolyse, les autres facteurs restant constants, puis la quantité d'acide sulfurique, le temps et les autres facteurs restant constants. Dans ces conditions, les rendements augmentent quand le temps ou la quantité d'acide sulfurique augmente.

Dans toutes ces expériences, les auteurs trouvent du galactose dans les produits de l'hydrolyse ménagée, alors que dans les hydrolyses suivantes ou dans les hydrolyses faites directement par les acides forts, il est impossible d'en déceler.

De tous ces essais, M. Bourquelot et ses élèves concluent à la présence dans toute graine à albumen corné, d'hydrates de carbone de condensation croissante. L'un des moins condensés serait une manno-galactane et les suivants seraient des mannanes dont les plus condensées ne seraient hydrolysables que par la méthode Braconnot-Flechsig.

Enfin, un certain nombre d'auteurs se sont efforcés de rechercher s'il existe, dans les graines à albumen corné et en particulier dans les graines de Palmiers, des ferments solubles spéciaux capables d'hydrolyser les mannanes et les galactanes de réserve de ces graines.

Grüss (1) entrevit, en 1894, en étudiant le Dattier, qu'il se produit dans cette graine un ferment qui, au moment de la germination, donne vraisemblablement du mannose aux dépens de la réserve de la graine. C'est Effront (2) qui découvrit le premier ce ferment, chez le Caroubier. Il lui donna le nom de *caroubinase*.

Ce ferment fut étudié d'une façon plus complète par MM. Bourquelot et Hérissey (3), qui lui donnèrent le nom de *séminase*, MM. Bourquelot et Hérissey (4) ont mis en évidence la

(1) Grüss, *Ueber die Einwirkung der Diastase Ferment auf Reservcellulose* (Ber. d. d. Ber. Ges., XII, p. 60, 1882).

(2) Effront, *Sur une nouvelle enzyme hydrolytique, la « caroubinase »* (C. R. Ac. Sc. Paris, CXXV, p. 116, 1897).

(3) Em. Bourquelot et Hérissey, *Germination de la graine de Caroubier; production de mannose par un ferment soluble* (C. R. Ac. Sc. Paris, CXXIX, p. 614, 1899). — Voir également Hérissey, *Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des mannanes et des galactanes, par la séminase, chez les végétaux* (Thèse de doctorat ès sciences, Paris, 1903).

(4) Em. Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine de* Phœnix canariensis, *etc.* (*loc. cit.*).

présence d'un ferment semblable dans la graine de *Phœnix canariensis*, soit en abandonnant à lui-même, dans de l'eau fluorée, de l'albumen encore imprégné de diastase, soit en ajoutant, à de la poudre d'albumen stérilisée placée dans de l'eau fluorée, des cotylédons broyés provenant de graines en germination.

Dans ces conditions, il se forme du mannose qui se dissout dans le liquide. Par contre, dans aucune des parties de la jeune plante en germination, il n'est possible de trouver ce sucre.

A peu près en même temps, Grüss (1) essaya de montrer que les mannanes et les galactanes contenues dans l'albumen de la graine de Dattier fournissent effectivement, au cours de la germination, du mannose et du galactose. Dans une partie de ses expériences, il a cherché à caractériser le mannose par son osazone, ce qui n'a aucune valeur puisque d'une part celle-ci est analogue à la dextrosazone et que, d'autre part, le même auteur a mis en évidence la présence dans les graines de Dattier de saccharose, s'hydrolysant au cours de la germination.

Dans d'autres expériences, Grüss a abandonné à lui-même pendant deux mois, dans de l'eau thymolée, de l'albumen de graines germées imprégné de diastase. Il a, dans la liqueur, caractérisé le mannose produit par son hydrazone et le galactose par la production d'acide mucique après oxydation nitrique, mais il ne donne pas les constantes physiques des corps qu'il a obtenus.

CHAPITRE II

But du travail. — Méthodes

§ 1. — But du travail.

Je me suis efforcé, au cours des recherches que je vais exposer, d'arriver à poser les données de deux problèmes principaux.

(1) Grüss, *Ueber den Umsatz der Kohlenhydrate bei der Keimung der Dattel* (Ber. d. d. bot. Ges., XX, p. 36, 1902).

En premier lieu, lorsqu'on compare l'action de la « caroubinase » (ou séminase) — qu'il vaudrait peut-être mieux désigner sous le nom de manno-galactanase — sur les albumens cornés, à l'action des diastases des graines amylacées, sur l'amidon, on constate que, dans les deux cas, on part d'un anhydride très condensé pour aboutir à un sucre au C.

Comme produits intermédiaires, on a, dans le cas de l'amidon, des dextrines et un saccharose. Pourquoi n'en serait-il pas de même dans le cas de l'hydrolyse des mannanes?

M. Hérissey (1), à la fin de son mémoire, se pose cette même question après avoir montré comment la caroubinase, agissant sur un empois d'albumen de caroubier, liquéfie cet empois de façon à donner une masse qui, soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool, peut donner par hydrolyse du mannose. Ces corps solubles peuvent être, évidemment, comparés à des dextrines.

Je me suis proposé de rechercher, en étudiant des albumens de graines germées et non germées, si je ne pourrais pas découvrir quelques indices qui permettent de présumer, d'une façon plus certaine, de l'existence d'un polyose qui pourrait, par interversion, donner du mannose.

Une autre question se pose encore, c'est de savoir ce que peut devenir le mannose au fur et à mesure de sa formation sous l'action de la séminase. Le problème est d'autant plus intéressant que dans aucune plantule provenant d'une graine à albumen corné en germination, M. Hérissey n'a pu déceler de mannose. Ce sucre est d'ailleurs très rare dans la nature; seul, M. Tsukamoto (2) l'a signalé dans les tiges et les tubercules de l'*Amorphophallus Rivieri* Durieu (Aroïdées).

On sait, par le même auteur, que les tubercules de cette plante sont, comme les tubercules d'Orchidées, riches en mannanes.

En présence de ces faits, le sort du mannose produit au cours de la germination devient un problème des plus intéressants et l'hypothèse qui vient naturellement à l'esprit est

(1) Hérissey, *loc. cit.*

(2) Tsukamoto, ***Hydrosome Rivieri*, *var. Koujaku*; *Conocephalus Koujaku*** (Bull. agricult. coll. Tokyo, t. II, p. 406, 1897).

qu'il s'isomérise très rapidement en glucose, ce sucre pouvant alors entrer dans les diverses combinaisons que nécessitent la construction et la nutrition du corps de la jeune plantule.

Lobry de Bruyn (1) a montré qu'en solution alcaline, le glucose s'isomérise très vite en mannose ; ce fait purement chimique permet de donner plus de vraisemblance encore à l'hypothèse que nous venons d'énoncer.

L'être vivant ne peut-il accomplir ce qui, dans la nature chimique, se produit avec tant de facilité (2) ?

En m'attachant à l'étude de ces problèmes, j'ai espéré, non pas leur donner une solution, mais entrevoir dans quelle direction il est permis de supposer que cette solution interviendra un jour.

§ 2. — Les méthodes.

J'aurai à parler, au cours de ce travail, des méthodes d'hydrolyse que j'ai employées dans mes recherches sur les albumens.

Le mannose a toujours été recherché à l'aide de l'acétate de phénylhydrazine. Le glucose a été caractérisé par son osazone. En général, les composés hydraziniques ont été identifiés par leurs caractères de solubilité, leur point de fusion instantané et leur forme cristalline.

Les points de fusion instantanés ont été déterminés sur le bloc de Maquenne, par le procédé de M. G. Bertrand.

Les pouvoirs réducteurs sont exprimés en dextrose. Ils ont été obtenus par la méthode employée au laboratoire de M. G. Bertrand.

Cette méthode est la suivante : on fait bouillir une prise de la solution sucrée à étudier, amenée à 20 centimètres cubes avec de l'eau distillée, avec 20 centimètres cubes de liqueur de Fehling préparée en mélangeant 20 centimètres cubes d'une

(1) Lobry de Bruyn (Recueil des Travaux chimiques des Pays-Bas, vol. XIV, p. 156-203, 1898, et 19, p. 1, 1900).

(2) L'hypothèse d'une diastase isomérisant les sucres a été émise pour la première fois, à ma connaissance, par M. G. Bertrand, dans l'analyse critique d'un travail de M. Diénert (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, t. XI, 1900, p. 1020).

première solution A (1), avec 20 c. c. d'une seconde solution B (2).

Après trois minutes d'ébullition, on filtre à la trompe, sur de l'amiante tassée dans un tube de Soxhlet, en évitant de verser, autant que possible, l'oxydule de cuivre sur le filtre. Le précipité d'oxydule, après avoir été soigneusement lavé à l'eau bouillie, est redissout par une solution C (3) et la solution obtenue est filtrée sur le même filtre d'amiante qu'elle nettoie de l'oxydule de cuivre qui s'y est déposé.

Le vase dans lequel s'est faite la précipitation de l'oxydule de cuivre est lavé avec la solution C, puis avec de l'eau chaude, et les liquides de lavage étant filtrés sur le même filtre et réunis aux liquides précédents, le cuivre y est dosé avec une solution de permanganate de potassium titré (4) (5 grammes par litre environ).

Voici, à titre d'exemple, les chiffres indiquant à combien de cuivre correspondent des quantités croissantes de glucose (tableau I). J'ai établi ces chiffres à l'aide de glucose pur,

TABLEAU I

GLUCOSE (en milligrammes).	CUIVRE (en milligrammes).
0	1,490
10	20,368
20	39,742
30	59,116
40	77,994
50	94,884
60	113,761
70	130,155
80	146,052
90	161,949
100	177,349

(1) Solution A :
Sulfate de cuivre pur .... 40 grammes.
Eau, q. s. pour .... 1 litre.

(2) Solution B :
Sel de Seignette .... 200 grammes.
Soude caustique en plaques .... 150 —
Eau, q. s. .... 1 litre.

(3) Solution C :
Sulfate ferrique pur .... 50 grammes.
Acide sulfurique pur .... 200 —
Eau, q. s. .... 1 litre.

(4) Le titrage de ce MnO^4K est fait à l'aide de l'oxalate d'ammonium, en présence d'acide sulfurique ; 250 milligrammes d'oxalate correspondent à 223mgr,55 de cuivre (pour Cu = 63,5).

préparé au laboratoire et purifié par trois cristallisations succes-

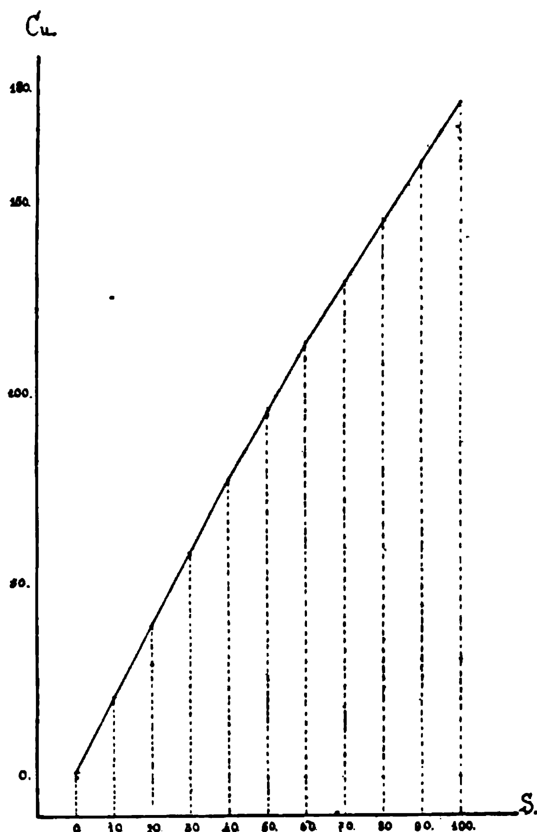


Fig. 58. — Courbe montrant à combien de milligrammes de cuivre correspondent, dans la méthode de M. G. Bertrand, des quantités croissantes de glucose.

sives dans l'alcool méthylique. Le pouvoir rotatoire de ce glucose était :

$$(\alpha)_D = +52^\circ.$$

Ces chiffres sont résumés dans la courbe ci-contre (fig. 58).

Enfin, le galactose a été recherché, soit dans les albumens, soit dans les produits d'hydrolyse de ceux-ci, par oxydation par l'acide nitrique de densité 1, 2.

On évapore au tiers puis on laisse pendant douze heures à la glacière pour que l'acide mucique se dépose.

On filtre. L'acide mucique reste sur le filtre en même temps que l'oxalate de calcium qui pouvait se trouver dans la matière attaquée.

On lave la matière à l'eau alcaline, on dissout ainsi l'acide mucique seul, que l'on reprécipite en acidulant la solution. L'acide mucique est ensuite séparé par filtration, séché et pesé.

CHAPITRE III

Phytelephas macrocarpa R. et P.

Albumen non germé.

§ 1. — **Portions solubles.**

Des graines fraîches ont éte réduites en poudre fine (1) et 1 kilogramme de cette poudre a été épuisé, par déplacement, par 3 litres environ d'eau portée préalablement à la température de 50° C. La solution obtenue a été concentrée à consistance de sirop épais dans le vide et en présence de craie. Ce sirop primitif a été repris par de l'alcool à 95° (200 centimètres cubes environ) qui en a dissous une partie. La solution alcoolique, concentrée dans le vide, s'est transformée en un nouveau sirop dont j'ai obtenu 69 grammes et qui constitue la portion du sirop primitif *soluble dans l'alcool.*

La partie non dissoute par l'alcool a été reprise par une petite quantité d'eau et évaporée, après filtration, dans le vide à 30°. Le sirop obtenu ainsi pesait 19 grammes. C'est la portion du sirop primitif *insoluble dans l'alcool.*

1° *Sirop soluble dans l'alcool.* — Il se dissout très aisément dans l'eau et dans l'alcool. Sa solution aqueuse réduit la liqueur de Fehling et, traitée par l'acétate de phénylhydrazine à froid, ne donne pas de précipité de mannosehydrazone. J'ai soumis à divers procédés d'hydrolyse de semblables solutions et j'ai constaté que leur pouvoir réducteur augmentait en même temps qu'elles acquéraient la propriété de donner à froid, par l'acétate de phénylhydrazine un précipité de mannosehydrazone. J'ai réuni les chiffres obtenus au cours de ces divers essais dans le tableau II.

(1) A l'aide d'un puissant broyeur centrifuge.

TABLEAU II (1)

PORTION du sirop primitif soluble dans l'alcool.	POUVOIR réducteur (en glucose).	MANNOSE-HYDRAZONE (obtenue).	MANNOSE (calculé).
	Gr.	Gr.	Gr.
En solution dans l'eau....	10,2	0,0	0,0
Dissous dans l'eau et hydrolysé pendant 10 minutes (procédé Clerget).......	25,8	5,2	3,5
En solution à 10 p. 100 dans HCl à 5 p. 100 et hydrolysé pendant 6 heures...	28,9	21,3	14,2

2° *Sirop insoluble dans l'eau.* — Ce sirop est également susceptible de donner du mannose par hydrolyse, ainsi que l'indique le tableau III.

TABLEAU III (2)

PORTION du sirop primitif insoluble dans l'alcool.	POUVOIR réducteur (en glucose).	MANNOSE-HYDRAZONE (obtenue).	MANNOSE (calculé).
		Gr.	Gr.
En solution dans l'eau	»	0,0	0,0
En solution dans HCl à 5 p. 100. Hydrolysé pendant 6 heures	»	4,6	3,1

Ces résultats mettent en évidence, dans les graines de *Phytelephas macrocarpa* au repos, la présence d'un corps soluble dans l'eau et l'alcool et de corps solubles dans l'eau, qui peuvent donner, par hydrolyse, du mannose (3).

§ 2. — Portions insolubles.

En vue d'une opération semblable à celle que je viens de décrire, 2 kilogrammes d'albumen broyé avaient été épuisés par l'eau chaude.

(1) Tous les chiffres de ce tableau correspondent à 69 grammes d'extrait, soit 1 kilogramme d'albumen frais.
(2) Tous les chiffres de ce tableau correspondent à 19 grammes de sirop, soit 1 kilogramme d'albumen frais.
(3) C.-L. Gatin, *Bulletin de la Société Botanique de France*, t. LI, p. 10.

Le résidu, séché, avait perdu 18 p. 100 de son poids.

Dix grammes de cet albumen ont été hydrolysés par 500 centimètres cubes de HCl à 5 p. 100, dans un ballon surmonté d'un long tube de verre pour éviter la concentration du liquide. Le pouvoir réducteur était déterminé chaque heure sur un petit échantillon prélevé dans le ballon d'hydrolyse et l'opération a été arrêtée lorsque le pouvoir réducteur a cessé d'augmenter.

Le pouvoir réducteurtotal du liquide était de 8^{gr},5 (en glucose) et le résidu non dissous pesait 0^{gr},890.

Le liquide, traité par l'acétate de phénylhydrazine, a laissé déposer 11^{gr},3 de mannosehydrazone, ce qui représente 7^{gr},5 de mannose.

L'hydrolyse par HCl à 5 p. 100 a donc fourni ici un rendement en mannose égal à 79,6 p. 100 de l'albumen lavé, soit 61,7 p. 100 de l'albumen initial.

Le résidu, repris par 250 centimètres cubes de HCl à 5 p. 100 et hydrolysé de la même façon pendant quatre heures, n'a pu donner que 0^{gr},085 de mannosehydrazone. Le nouveau résidu a été enfin dissous dans 2 centimètres cubes d'acide sulfurique pur, étendu d'eau jusqu'à un volume de 100 centimètres cubes et hydrolysé pendant trois heureset demie.

Le liquide d'hydrolyse, traité par l'acétate de phénylhydrazine, n'a pas donné de mannosehydrazone à froid, mais, par contre, a donné à chaud un précipité de dextrosazone pesant 0^{gr},25.

Le résidu était donc composé uniquement de cellulose. M. G. Bertrand, en effectuant des essais du même genre, qu'il n'a pas encore publiés, a obtenu des résultats semblables en hydrolysant de l'albumen broyé et non épuisé par l'eau avec HCl à 5 p. 100 SO^4H^2 à 4 p. 100 et NO^3H à 5 p. 100.

Il résulte de ces expériences que l'albumen du *Phytelephas* est composé en très grande partie de mannanes.

On peut en effet extraire une quantité de mannose égale à 61,7 p. 100 du poids de l'albumen. Ce fait était d'ailleurs très bien connu, puisque c'est là le procédé de préparation classique du mannose.

Mais ce qui importe surtout, c'est que tout ce mannose peut être extrait par hydrolyse par les acides minéraux faibles,

pourvu qu'on prolonge l'hydrolyse jusqu'à ce que le pouvoir réducteur du liquide soit constant.

Le temps joue un rôle important dans le rendement en sucre des produits d'hydrolyse; il en est de même de la quantité d'acide employée (1).

Lorsqu'on hydrolyse par une même quantité d'acide des quantités croissantes de poudre d'albumen, on s'aperçoit que la durée de l'hydrolyse jusqu'à pouvoir réducteur constant augmente considérablement, ainsi que cela ressort des chiffres du tableau IV.

Tableau IV

	POIDS d'albumen traité.	POIDS sec du même.	VOLUME de HCl employé.	ALBUMEN digéré p. 100.	POUVOIR réducteur du liquide.	MANNOSE p. 100 alb. sec.	DURÉE de l'hydrolyse.	POIDS du résidu.
	gr.	gr.	c.c.		gr.		h.	gr.
1	10	9,459	500	91,1	8,5	79,56	3,40	0,890
2	25	23,647	500	90,8	20,4	75,96	7	2,267
3	50	47,295	500	90,1	38,7	73,30	8	4,930
4	100	94,590	500	89,0	71,3	non dosé	8	10,970

Toutes ces hydrolyses ont été faites par ébullition dans un ballon surmonté d'un long tube, souvent agité, jusqu'à ce que le pouvoir réducteur du liquide ne varie plus.

Afin de s'en assurer, une prise était faite chaque heure dans le ballon, une goutte était portée au réfractomètre pour y lire l'indice de réfraction et servait, après neutralisation, à doser le sucre. Il est à remarquer que, dans ces conditions, le dosage de sucre manque un peu de précision. Par contre, le réfractomètre permet très bien de suivre l'opération. Voici (tableau V), à titre d'exemple, les mesures relatives aux hydrolyses *3* et *4*, qui ont été faites parallèlement, le même jour.

Je ne crois pas, en présence de ces résultats, qu'il soit possible de considérer, comme l'ont fait MM. Bourquelot et Hérissey, que dans une graine donnée, il existe des mannanes diversement condensées et ne s'hydrolysant que successivement, et surtout que certaines de ces mannanes ne s'hydrolysent que par la méthode de Braconnot-Flechsig.

Il semble plus conforme à la réalité de penser que les choses

(1) Voir Goret, *loc. cit.*

Tableau V

HYDROLYSE 3			HYDROLYSE 4		
TEMPS (Heures des mesures).	INDICE de réfraction.	POUVOIR réducteur total,	TEMPS (Heures des mesures).	INDICE de réfraction.	POUVOIR réducteur total.
Heures.		Gr.	Heures.		Gr.
8,25	Ébullition.	»	8,20	Ébullition.	»
10,25	1,3595	»	10,20	1,3655	»
11,25	1,3600	»	11,20	1,3675	»
12,35	1,3615	»	12,30	1,3725	»
13,25	1,3620	»	13,20	1,3730	»
14,25	1,3625	39,2	14,20	1,3740	74,5
15,25	1,3625	40,3	15,20	1,3740	76,7
16,25	1,3625	38,7	16,20	1,3740	71,4
Arrêté l'opération.			*Arrêté l'opération.*		

se passent de la façon suivante : la poudre de corozzo est formée, même après le broyage le plus énergique, de petits grains.

L'acide attaque ces grains sur toute leur surface et il est vraisemblable que l'hydrate d'albumen ainsi formé protège le noyau central contre l'action de l'acide, jusqu'à ce qu'il soit entièrement dissous. L'attaque ne peut donc se produire que de proche en proche et par conséquent lentement. Ceci explique que le temps joue un rôle important dans l'obtention de bons rendements.

D'autre part, si une grande masse de poudre d'albumen nage dans une petite quantité de liquide, les grains, retombant toujours les uns sur les autres, ne seront pas constamment baignés par le liquide hydrolysant.

Au contraire, lorsque le liquide est abondant et surtout la poudre en petite quantité, celle-ci est constamment agitée par le mouvement du liquide en ébullition. Ceci expliquerait pourquoi on a de mauvais rendements lorsque, la quantité d'acide restant constante, on augmente la quantité d'albumen.

J'ajouterai, pour clore ce chapitre, que les essais que j'ai faits pour déceler la présence soit de galactanes par attaque directe de l'albumen, soit de galactose dans les produits d'hydrolyse, m'ont toujours donné des résultats négatifs.

CHAPITRE IV

Phœnix dactylifera L.

§ 1. — **Composition de l'albumen.**

Un lot de 1 kilogramme de graines a été partagé en deux moitiés de 500 grammes chaque. La première moitié a servi à faire l'étude de l'albumen non germé, la seconde à faire un essai de germination.

Le lot de graines destiné à l'analyse a été broyé à l'aide d'un broyeur à cylindres de granit, le broyage était ensuite terminé au moulin.

Matière sèche. — *Cendres.* — 500 grammes de graines contenant $454^{gr},3$ de matière sèche et $7^{gr},6$ de cendres. (Le dosage de l'humidité et des cendres a été fait sur $0^{gr},96$ de matière fraîche.)

Extrait alcoolique. — La poudre obtenue comme il a été dit plus haut a été placée dans une allonge et épuisée, par déplacement, par 500 centimètres cubes d'eau portée préalablement à la température de 50° C. environ.

Le liquide obtenu a été concentré dans le vide, en présence de craie et évaporé ainsi à sirop épais. Ce sirop a été repris par 1 litre d'alcool à 95°. L'alcool a été plus tard décanté, et le précipité, peu abondant, lavé avec 130 centimètres cubes d'alcool bouillant. Les alcools réunis et évaporés ont donné un sirop qui pesait 22 grammes.

Dans deux prises de 1 gramme de ce sirop, le pouvoir réducteur a été dosé, dans la première prise, dans une solution aqueuse du sirop et, dans la seconde, dans une solution aqueuse du même sirop, préalablement interverti par l'acide chlorhydrique (procédé Clerget).

Pouvoir réducteur (ramené à 500 grammes de graines).

1° Sirop dissous dans l'eau, $4^{gr},627$;

2° Sirop interverti, $11^{gr},968$.

Ni avant, ni après interversion, il n'a été possible de déceler du mannose dans le sirop alcoolique.

Par contre, le sirop non interverti contient du glucose (1) dont la quantité croît après interversion, ce qui ne saurait surprendre, les graines de Palmiers contenant du saccharose (2).

Partie insoluble de l'albumen. — Cette étude a été faite sur 25 grammes de la poudre d'albumen, provenant de la préparation de l'extrait alcoolique, et qui avait été séchée à 50°.

Cet albumen a été hydrolysé de la même façon que l'albumen de *Phytelephas* jusqu'à pouvoir réducteur constant (18 heures), par 1 litre d'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Le pouvoir réducteur du liquide représentait alors (pour 500 grammes de graines), 194^{gr},2.

La recherche du mannose a été faite sur une petite portion du liquide d'hydrolyse, à l'aide de l'acétate de phénylhydrazine à froid.

Le précipité obtenu, lavé et séché, représentait (pour 500 grammes de graines), 146^{gr},2 de mannose. Les eaux mères du précipité de mannosehydrazone, chauffées avec un excès d'acétate de phénylhydrazine, ont donné un précipité de dextrosazone qui pesait (ramené à 500 grammes de graines) 6^{gr},9.

Enfin, il n'a pas été possible de déceler dans le produit d'hydrolyse, après attaque par l'acide nitrique de densité 1,2, de galactose sous forme d'acide mucique.

Le résidu de cette première opération a été introduit dans un ballon avec 300 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 5 p. 100 et hydrolysé jusqu'à pouvoir réducteur constant (13 heures).

Ce pouvoir réducteur représentait, pour 500 grammes de graines fraîches, 34^{gr},5 de sucre.

Le résidu a été hydrolysé dans les mêmes conditions par 300 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Le pouvoir réducteur de ce nouveau liquide d'hydrolyse représentait 3 grammes (pour 500 grammes de graines fraîches).

Les liquides provenant de ces deux hydrolyses contenaient peu de mannose et du glucose. Le résidu ayant résisté à l'action de ces acides pesait, sec, 4^{gr},7, l'hydrolyse avait donc détruit les 4/5e de la substance initiale.

(1) Caractérisé par son osazone.
(2) Liénard, *loc. cit.*

Ce résidu a été additionné de 250 centimètres cubes de HCl à 15 p. 100 et hydrolysé pendant 24 heures. Le pouvoir réducteur du liquide, ramené à 500 grammes de graines fraîches, représentait $5^{gr},1$ de sucre.

Il n'y avait dans le liquide que du glucose. Toutes les mannanes avaient donc été hydrolysées par l'acide chlorhydrique à 5 p. 100.

Enfin, le résidu de toutes ces opérations a été dissous dans l'acide sulfurique pur, repris après 24 heures par l'eau, et bouilli pendant 2 heures.

Après neutralisation, le pouvoir réducteur représentait $0^{gr},449$, soit, pour 500 grammes de graines, $7^{gr},75$.

Ce liquide a été concentré à 100 centimètres cubes. L'acétate de phénylhydrazine à froid n'y a pas produit de précipité. A chaud, il s'est formé un abondant dépôt de dextrosazone.

Nous sommes donc, au sujet de l'albumen du Dattier, amené aux mêmes conclusions que celles que nous avons tirées de l'étude de l'albumen de *Phytelephas*. Il se compose de mannanes entièrement hydrolysables par les acides minéraux faibles.

Ces mannanes sont, ici, accompagnées de dextranes, puisque dans les produits d'hydrolyse on a pu toujours, à côté du mannose, déceler la présence du glucose. Par contre, tous les essais faits en vue de la recherche du galactose ou des galactanes sont restés sans succès.

Ce résultat est intéressant, car chez le *Phœnix canariensis* Hort., qui est très voisin du Dattier, ces galactanes existent en faible proportion, ainsi que l'ont montré MM. Bourquelot et Hérissey (1), et que j'ai eu moi-même l'occasion de le constater.

§ 2. — Germination.

Le second lot de graines a été mis à germer, après stratification, entre deux feuilles de coton hydrophile imbibées d'eau, à l'étuve à 37°. Après 11 jours, les germinations avaient atteint 5 ou 6 centimètres de longueur.

J'ai, à ce moment, séparé, d'une part, les germinations et les cotylédons, et, d'autre part, l'albumen restant.

(1) Bourquelot et Hérissey, *Sur la composition de l'albumen de la graine*, etc. (ouvrage cité).

Les germinations pesaient 835 grammes, se décomposant ainsi :

Albumen	690 grammes.
Plantules	145 —

D'autre part, l'albumen ne contenait plus que 317 grammes de matière sèche.

Extrait alcoolique. — L'extrait alcoolique a été préparé comme celui de l'albumen non germé.

Dissous dans l'eau, il présentait, avant ou après hydrolyse, un même pouvoir réducteur, $6^{gr},536$ (ramené à 500 grammes de graines non germées).

D'autre part, ce sirop contient en abondance du glucose, qui a été caractérisé par son osazone. Il ne contient pas trace de mannose ni avant, ni après hydrolyse.

Ainsi donc, il n'existe ici, ni dans la graine au repos ni dans la graine germée, de substance soluble dans l'eau et l'alcool, et donnant du mannose par une hydrolyse très ménagée.

D'autre part, les graines germées contiennent du sucre réducteur en plus grande quantité que les graines non germées. Mais, par contre, celles-ci en donnent plus par une hydrolyse très faible parce que, ainsi que l'a montré LIÉNARD (1) pour d'autres espèces, elles contiennent du saccharose.

§ 3. — Essais d'isomérisation.

On peut se demander quelle est la source du glucose que l'on trouve dans les graines de Dattier en germination.

Il peut évidemment provenir, soit de l'interversion du saccharose de la graine au repos, soit de l'hydrolyse des dextranes qui se trouvent dans l'albumen ; mais on est étonné de le trouver si abondamment, alors que le mannose qui se produit disparaît si vite que l'on n'en trouve pas trace. N'est-il pas permis de penser que le mannose se transforme en glucose, par isomérisation, au fur et à mesure de sa production.

Un essai de vérification de cette hypothèse a été tenté.

(1) Liénard, *loc. cit.*

Première série d'expériences. — Les mélanges suivants ont été préparés :

TABLEAU VI

EXPÉRIENCES.	A	B
Cotylédons broyés	$8^{gr},5$	$8^{gr},5$
Sable ayant servi au broyage	2 à 3 grammes	2 à 3 grammes
Eau	10 centim. cubes Bouilli.	10 centim. cubes Non bouilli.
Mannose pur	$0^{gr},2$	$0^{gr},2$
Chloroforme	saturation	saturation

Ces mélanges sont restés 2 jours à l'étuve à 30° C. Au bout de ce temps, chacun d'eux a été filtré à la trompe, lavé et essoré.

Le filtrat, filtré à nouveau, mais cette fois sans trompe, a été ainsi débarrassé de la majeure partie du chloroforme, qui a été lavé sur le filtre. Enfin, les dernières traces de ce réactif ont été chassées par une chauffe légère au bain-marie. La réaction de chaque liquide était légèrement acide. Ils ont été respectivement amenés à 50 centimètres cubes; 5 centimètres cubes servaient à doser le pouvoir réducteur et les 45 restants étaient évaporés doucement au bain-marie jusqu'à un volume de 5 centimètres cubes. Le dosage du mannose était effectué sur ces 5 centimètres cubes.

Voici quels sont les chiffres obtenus :

TABLEAU VII

EXPÉRIENCES.	A	B
	Grammes.	Grammes.
Pouvoir réducteur (total)	0,3743	0,7965
Mannosehydrazone (obtenue)	0,2553	0,2725

Ces chiffres montrent clairement que, dans ces conditions aucune isomérisation ne s'est produite.

L'augmentation du pouvoir réducteur dans le mélange B est due à la saccharification de l'amidon des cotylédons.

Deuxième série d'expériences. — On a préparé les mélanges suivants (tableau VIII) :

Tableau VIII

Expériences.	A	B
Albumen de graines ayant germé, imprégné de diastase..........	5 gr.	5 gr.
Eau..........................	5 c. c.	5 c.c.
	Non bouilli.	Non bouilli.
Mannose pur....................	$0^{gr},2$	0
Chloroforme....................	A saturation.	A saturation.

Ces mélanges, après un séjour de 4 jours à l'étuve à 30°, ont été traités comme ceux de l'expérience précédente.

On a obtenu, après étude des liquides, les chiffres suivants (tableau IX) :

Tableau IX

Expériences.	A	B
	Grammes.	Grammes.
Pouvoir réducteur (total).........	0,309	0,115
Mannosehydrazone (obtenue).....	0,383	0,077

Si l'on considère, d'une part, que le pouvoir réducteur total trouvé dans l'expérience A représente environ la somme du pouvoir réducteur trouvé en B, et du pouvoir réducteur de $0^{gr},200$ de mannose ajouté, et, d'autre part, que le poids de mannosehydrazone trouvé en A représente environ la somme du poids de mannosehydrazone trouvé en B et du poids théorique de la mannosehydrazone fournie par les 45/50 de $0^{gr},2$ de mannose, on peut en conclure que cette expérience, pas plus que la précédente, m'a donné des résultats positifs et que, dans les conditions où j'ai opéré, aucune isomérisation ne se produit.

Les liquides contenaient également du glucose, mais en très faible proportion.

CHAPITRE V

Borassus flabelliformis L.

§ 1. — Albumen non germé.

Cette étude n'a pu être faite que sur une seule graine dont l'albumen, après broyage, pesait 118 grammes ; 82 grammes ont été mis dans une allonge et épuisés, par déplacement, par 1 litre d'eau portée préalablement à la température de 55° C.

Cette liqueur a été concentrée à sirop épais dans le vide en présence de craie et l'extrait additionné de 300 centimètres cubes d'alcool à 96°. La solution alcoolique, évaporée, a donné $3^{gr},210$ de sirop. Le pouvoir réducteur, dosé sur $0^{gr},5$ de ce sirop, était égal, pour le tout, à $0^{gr},321$ (en glucose).

Le reste du sirop, soit $2^{gr},7$ a été dissous dans 12 centimètres cubes d'eau distillée et placé à la glacière après addition d'une quantité convenable d'acétate de phénylhydrazine. Il ne s'est pas produit de précipité.

§ 2. — Germination.

Des graines de même provenance que le première ont été semées dans l'une des serres du Muséum, où elles ont germé au bout de plusieurs mois. Le cotylédon était déjà très gros, et de saveur très sucrée, lorsque ces germinations ont été déterrées.

Les graines ont été ouvertes, et l'albumen, de même que la partie incluse des cotylédons, ont été pressés ensemble dans une petite presse à main, après avoir été, au préalable, réduits en très petits fragments.

J'ai obtenu ainsi 20 centimètres cube environ du jus, dont 26 ont été employés en vue d'une autre recherche.

Les 3 centimètres cubes (environ) restants, traités par l'acétate de phénylhydrazine à froid, ont donné un précipité qui, lavé à l'eau froide et à l'alcool, pesait $0^{gr},07$.

En présence de ce résultat, les fragments de cotylédons et d'albumen restés dons la presse ont été, par deux fois successives, délayés dans leur poids d'eau et pressés.

Les liquides réunis ont été déféqués (sous-acétate de Pb et H^2S), puis concentrés à 100 centimètres cubes environ et filtrés; le pouvoir réducteur total représentait 1gr,63 (en glucose).

Additionnée d'acétate de phénylhydrazine à froid, cette solution a donné un précipité qui, repris après une heure, lavé à l'eau froide, à l'alcool, puis séché, pesait 1gr,01. Les caractères que présentaient ces deux précipités sont comparés, dans le tableau ci-contre, avec les propriétés de la mannosekydrazone pure.

	MANNOSE hydrazone pure.	PRÉCIPITÉ obtenu directement du jus exprimé.	PRÉCIPITÉ obtenu des eaux de lavage déféquées.	OBSERVATIONS.
Poids...........	»	0gr,07	1gr,01	Points de fusion instantanés déterminés par la méthode de M. G. Bertrand.
Point de fusion instantané.....	220°	218°	219°	
Liqueur de Fehling à chaud...	Réduite.	Réduite.	Réduite.	Azote dosé à l'état d'ammon. après décomposition de la mat. par la chaux sodée.
Phénylhydrazine à chaud.......	Osazone peu soluble dans l'alcool méthylique et fond. à 230°.	Non essayée.	Osazone peu soluble dans l'alcool méthylique et fond. à 230°.	Températures en degrés centigrade.
Teneur en azote :				
1. Théorique.....	10,30 p. 100	»	»	
2. Trouvée (sur 0gr,5 de mat. sèche).	0gr,05151	Non dosée.	0gr,05098	
3. Pour 100 (calculé)..........	10,30	»	10,19 p. 100	

Ainsi, les graines de *Borassus flabelliformis* en germination, présentent donc cette particularité qu'il est possible d'y trouver, en quantités notables, du mannose (1).

(1) C.-L. Gatin, *Contribution à l'étude chimique de la germination du* Borassus flabelliformis *L.* (Bull. Soc. Bot. de France, 1905, 4e série, t. V, p. 558-561, 1 figure).

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

Des quelques recherches qui viennent d'être exposées ici, il est permis de tirer un certain nombre de conclusions.

1° Si l'on ne peut nier que des graines différentes puissent posséder, comme réserve, des mannanes de condensation également différentes, surtout si l'on considère des familles autres que celle des Palmiers, il semble par contre que, dans une même graine, ces mannanes soient sensiblement au même degré de condensation.

Le diversité de condensation des mannanes d'une même graine, affirmée par certains auteurs, semble une apparence due surtout à la nature des procédés d'hydrolyse employés ;

2° Nous avons mis pour la première fois en évidence la présence de mannose dans une graine à albumen corné à germination (*Borassus flabelliformez*).

3° Dans la graine non germée de *Phytelephas macrocarpa*, il existe une substance, soluble dans l'eau et l'alcool, capable de donner, par hydrolyse, du mannose.

Ceci nous laisse espérer qu'il soit possible un jour d'isoler un sucre du groupe des saccharoses qui, dans les procès d'hydratation des mannanes, serait un intermédiaire entre celles-ci et le mannose.

4° Nous avons montré, dans les graines de Dattier en germination, la présence constante, non pas du mannose, toujours absent, mais de dextrose. L'isomérisation en glucose, du mannose, au fur et à mesure de sa formation sous l'influence des diastases de la graine en germination, expliquerait ce fait. Les essais qui ont été tentés n'ont donné jusqu'ici aucun résultat.

5° Il convient de remarquer quelles différences chimiques existent entre des graines en apparence si voisines : c'est ainsi que les galactanes, qui se trouvent dans les graines du *Phœnix canariensis,* ne se trouvent plus dans celles du *Phœnix dacty-*

lifera, qui en est si voisin, que le mannose libre ne se trouve que chez le *Borassus* et qu'enfin, jusqu'ici, je n'ai trouvé de substance soluble dans l'alcool et donnant du mannose par hydro lyse, que chez le *Phytelephas*.

Ces variations nous permettent de penser qu'il existe également, parmi ces graines, une grande variété dans la nature des diastases qui entrent en jeu au moment de la germination.

C'est ainsi que cela a lieu chez les graines amylacées : certaines, l'Orge germée, par exemple, contenant seulement de l'amylase, alors que d'autres, comme le Maïs, contiennent de la maltase.

De ceci, nous pouvons tirer cet enseignement, qu'il serai imprudent de généraliser à tout un groupe les résultats obtenus sur une espèce.

6° Le désaccord entre les résultats de SCHULTZE (1) et les miens, au sujet de la présence de galactanes dans les graines de *Phytelephas macrocarpa* et celles de *Phœnix dactylifera*, tient vraisemblablement à ce que cet auteur a pesé comme acide mucique de l'oxalate de calcium, qu'il n'a pas pris soin d'éliminer, ainsi que je l'ai indiqué en exposant mes méthodes de recherches. Cela est d'autant plus probable que Schultze ne donne pas les constantes physiques de l'acide mucique qu'il a obtenu.

(1) Schultze, *loc. cit.*

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon d'*Archontophœnix Alexandræ*. G = 136. La figure montre l'extrémité radiculaire de l'embryon. (Texte, pages 218, 219.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Phœnix canariensis*. G = 130. Extrémité radiculaire. On voit, en haut à gauche, un faisceau du cotylédon se recourbant sous la gemmule et au-dessus de la radicule. (Texte, page 222.)

PLANCHE II

Fig. 1 et 2. — Coupes transversales dans le cotylédon d'une germination de *Phœnix canariensis*; 1, dans un embryon au début de la germination ; 2, dans une germination plus âgée à la même hauteur. G = 150. Le nombre des assises de cellules comprises entre l'épiderme et les faisceaux n'a pas augmenté. (Texte, page 233.)

PLANCHE III

Fig. 1 et 2. — Coupes longitudinales dans le cotylédon de l'*Archontophœnix Cunninghamiana*; 1, dans un embryon ; 2, dans une germination. G = 222. Les deux figures représentent la pointe du cotylédon. (Texte, pages 215, 233.)

PLANCHE IV

Fig. 1. — Embryon d'*Archontophœnix Cuninghamiana* germant. On voit la gemmule et la radicule de la jeune plante complètement incluses dans le tissu cotylédonaire. (Texte, page 234.)

Fig. 2. — Extrémité radiculaire du même, bien plus grossie. Vers le bas, trace du suspenseur formée par quelques cellules peu allongées et à parois très épaissies. (Texte, page 234.)

PLANCHE V

Fig. 1. — Embryon de *Phœnix rupicola* au début de la germination. G = 115. Le méristème extérieur au cylindre central de la radicule commence à se diviser, par des cloisonnements, en une région interne (donnant une partie de l'écorce), et une région externe (donnant la coiffe). (Texte, pages 236, 244.)

Fig. 2. — Radicule d'un embryon de *Phœnix canariensis* germant. G = 115. On voit nettement l'individualisation de la coiffe, de l'écorce et du cylindre central. (Texte, page 236.)

PLANCHE VI

Fig. 1. — Coupe longitudinale de la première racine latérale d'une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana*. La racine mère est la première racine, coupée ici transversalement. La racine latérale digère le tissu qui la sépare de l'extérieur. (Texte, page 239.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans une germination d'*Archontophœnix Cunninghamiana* montrant le bourgeon entouré par la ligule en voie de formation. (Texte, page 238.)

PLANCHE VII

Fig. 1. — Cotylédon de *Brahea filamentosa*. Coupe transversale dans un embryon. G=212.
Fig. 2. — Coupe transversale dans le cotylédon d'une germination âgée de *Brahea filamentosa*, à la même hauteur. G=212. Le nombre des assises de cellules comprises entre l'épiderme et les faisceaux n'a pas augmenté. (Texte, page 257.)

PLANCHE VIII

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Corypha australis*. G=147. (Texte, page 250.)
Fig. 2. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon de *Calamus sp.* (Sikkim), au début de la germination. G=166. On voit nettement la limite de l'écorce et celle du cylindre central. (Texte, page 263.)

PLANCHE IX

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon de *Calamus Cinnamomeus*. G=178. Le cylindre central est seul différencié. La trace du suspenseur est masquée par un morceau déchiré de la préparation. (Texte, page 260.)
Fig. 2. — Le même embryon germant (coupe dans le bourrelet cotylédonaire). G=178. La radicule s'est complètement individualisée à l'intérieur du bourrelet cotylédonaire, qu'elle digère. (Texte, page 261.)

PLANCHE X

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon de *Pinanga patula*. G=127. Le cylindre central seul de la radicule est différencié. (Texte, page 269).
Fig. 2. — Embryon germant de *Pinanga Kuhlii*. Coupe longitudinale de l'extrémité radiculaire. G=144. La première racine, complètement individualisée dans l'intérieur du cotylédon, s'en échappe par digestion. La coiffe est l'assise qui est déchirée sur la figure. (Texte, page 271.)

PLANCHE XI

Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un embryon d'*Areca triandra* montrant l'extrémité radiculaire, très peu différenciée. G=142. (Texte, page 272.)
Fig. 2. — Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon d'*Areca rubra*. G=237. (Texte, page 273.)

LISTE ALPHABÉTIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

TABLE DES MATIÈRES

RECHERCHES

SUR LES

VARIATIONS DE LA STRUCTURE DES RHIZOMES

Par ANDRÉ DAUPHINÉ.

INTRODUCTION.

L'étude des rhizomes a fait jusqu'ici l'objet d'un certain nombre de travaux ayant trait à leur morphologie externe à leur anatomie et à leur physiologie. Dans son *Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*, parue en 1883, M. Costantin (1) a donné d'une manière très complète l'historique de ces différents travaux ; j'emprunterai ici à son mémoire ce qui est antérieur à cette date.

Les premiers travaux relatifs à la morphologie externe des rhizomes datent du commencement du XIXe siècle ; ils ont principalement pour but de distinguer les tiges souterraines des racines avec lesquelles Linné les confondait encore. Grew, de Candolle (2), puis Dutrochet (3) montrèrent que certains organes souterrains correspondaient à des tiges.

Le terme de *rhizome* fut introduit en 1840 par A. de Saint-Hilaire (4) qui distingua les rhizomes indéterminés et déterminés suivant leur mode de végétation. Irmisch (5) décrivit de

(1) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. des Sc. naturelles, Botanique, 1883).

(2) De Candolle, *Organographie vegétale*, t. I, p. 257.

(3) Dutrochet, *Mémoires du Muséum*, 1821, p. 425.

(4) A. de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale*, 1840, p. 106.

(5) T. Irmisch, *Zur Morphologie der Knollen und Zwiebelgewächse*, Berlin, 1850.

nombreux tubercules et rhizomes en suivant leur développement. Germain de Saint-Pierre (1) s'attacha principalement à classer les rhizomes en nombreux types, et enfin Royer (2), dans plusieurs notes et dans sa Flore de la Côte-d'Or, distingua les différentes parties qui peuvent constituer un rhizome ; il en tira des caractères d'après lesquels il établit une détermination des espèces par leurs parties souterraines.

Les travaux concernant l'anatomie des rhizomes ont eu pour objet presque unique d'étudier les différences de structure qu'ils peuvent présenter avec les tiges aériennes. Vaupell (3) remarqua particulièrement la prédominance des tissus parenchymateux sur les tissus vasculaires et de soutien. Chatin (4) insista sur ces différences qu'il estimait assez profondes pour faire du rhizome un organe intermédiaire entre la tige et la racine. Enfin de nombreux auteurs signalèrent au cours de leurs travaux les différences qu'ils observaient entre la tige aérienne et le rhizome, au point de vue du système libéroligneux [Kirschoff (5), M. Reinke (6), M. Van Tieghem (7)], ou à celui des tissus périphériques, épiderme et stomates [Weiss (8), Hohnfeld (9)].

C'est à la suite de ces différentes recherches et préoccupé par la question de déterminer l'influence du milieu souterrain sur la structure des rhizomes, que M. Costantin (10) procéda à

(1) G. de Saint-Pierre, *Bulletin de la Soc. bot. de France*, 1869, 1870, 1872.

(2) Royer, *Considérations sur les parties souterraines des plantes* (Bullet. de la Soc. bot. de France, 1870, t. XVII, p. 147. — *Lettre à M. G. de Saint-Pierre sur la classification des racines et des rhizomes*, *ibid.*, 1870, t. XVII, p. 252. — *Sur la distinction entre les termes souche et rhizome*, *ibid.*, 1871, t. XVIII, p. 194. — *Quelques remarques sur le système souterrain du Lis*, *ibid.*, 1872, t. XIX, p. 157. — *Flore de la Côte-d'Or*, Paris, 1881.

(3) Vaupell, *Untersuch. ueber das peripherische Wachstum*, Leipzig, 1855.

(4) Chatin, *Sur les caractères anatomiques des rhizomes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1858, t. V, p. 39).

(5) Kirschoff, *De Labiatorum organis vegetativis commentarium anatomico-morphologicum*, 1860.

(6) Reinke. *Zur Kentniss der Rhizome von Coralloriza und Epipogon*, Flora, 1873.

(7) Van Tieghem, *Anatomie de la Moschatelline* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1880, t. XXVI, p. 282).

(8) Weiss, *Beiträge zur Kentniss der Spaltöffnungen* (Verandlung der Zool. unp Bot. Vereins in Wien., 1857, p. 151).

(9) Hohnfeld, *Ueber das Vorkommen und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf untererdischen Pflanzenteilen*, Kœnigsberg, 1880.

(10) Costantin, *loc. cit.*

cette étude par l'expérience et l'observation. Il conclut en attribuant les caractères suivants à l'influence du milieu souterrain : grand développement des tissus de protection, réduction ou disparition de l'appareil de soutien, grand développement de l'écorce et réduction relative de la moelle, faible lignification et enfin production de matières de réserve.

Au point de vue physiologique, un certain nombre d'auteurs se sont préoccupés du géotropisme particulier des rhizomes et des phénomènes qui peuvent s'y rattacher. M. Elfving (1) a étudié la végétation horizontale des rhizomes et leur dorsiventralité ; il a constaté que, placés obliquement ou verticalement, les rhizomes ne reviennent pas complètement à la position horizontale, et qu'ils ne sont pas dorsiventraux. Franck (2) a attribué à un géotropisme transversal la végétation horizontale des rhizomes. M. Van Tieghem (3) a écrit que l'apparition d'un géotropisme négatif, au moment où l'extrémité d'un rhizome devient ascendante, peut être attribuée à une nutrition plus abondante provoquant une croissance plus énergique.

On a d'autre part étudié les phénomènes réunis par Royer (4) dans la *Loi de niveau* qui peut se résumer ainsi : les organes souterrains tendent à végéter à un même niveau pour une espèce déterminée, dans des conditions déterminées. M. Rimbach (5), puis M. Massart (6) se sont occupés de la généralisation de cette loi et des facteurs qui peuvent intervenir ; j'ai eu également l'occasion d'étudier cette question (7).

En ce qui concerne les conditions favorables à la produc-

(1) Elfving, *Ueber einige horizontal wachsende Rhizome* (Arbeit. bot. Instit. in Würtzburg, 1880, t. II, 3e partie).

(2) Franck, *Grunzüge der Pflanzenphysiologie*, Hanovre, 1882, p. 47.

(3) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, I, p. 269.

(4) Royer, *Loi de niveau chez les plantes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1870, t. XVII, p. 168). — *Sur la loi de niveau*, *ibid.*, t. XXIX, p. 47. — *Flore de la Côte-d'Or*, 1881, t. I, p. XX.

(5) Rimbach, *Das Tiefenswachstum der Rhizome* (Fünfstück. Beiträge zur Wissenschaft. Botanik, III, p. 158).

(6) Massart, *Comment les plantes maintiennent leur niveau souterrain*, Bruxelles, 1903.

(7) A. Dauphiné, *Quelques observations et expériences sur la loi de niveau appliquée aux rhizomes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1903, t. L, p. 568).

tion des rhizomes, M. Gaston Bonnier (1) a montré que certaines plantes annuelles peuvent devenir vivaces par la formation d'un rhizome aux altitudes de 2000 à 2300 mètres.

Enfin différents auteurs, parmi lesquels je citerai MM. Seignette (2) et Leclerc du Sablon (3), ont étudié la répartition, la nature et les transformations des réserves contenues dans les rhizomes.

Je me suis proposé dans le présent travail de rechercher les différentes modifications que peut subir la structure d'un rhizome au cours de son évolution annuelle. La question se présentait donc tout d'abord sous la forme suivante : étudier la structure d'un rhizome pendant sa croissance souterraine, puis les modifications qui pourraient affecter cette structure pendant le développement de la tige aérienne. Autrement dit : quelle est l'influence de la tige aérienne sur la structure acquise par un rhizome pendant sa croissance souterraine ?

Prenons, en effet, le cas d'un rhizome défini, qui représente le type le plus simple et qui se prête le mieux à cette étude : à la base d'une tige feuillée et florifère, un bourgeon situé à l'aisselle d'une feuille rudimentaire ou écaille, au-dessous de la surface du sol, donne naissance à un rameau souterrain, généralement horizontal. Celui-ci se développe ainsi jusqu'au commencement de l'hiver ; puis, à la reprise de la végétation, son bourgeon terminal se redresse, sort du sol et donne la nouvelle tige aérienne qui n'est autre que la continuation directe du rhizome. Il est évident qu'il y a là deux phases distinctes à chacune desquelles correspond un mode de vie bien différent. Pendant la première, le jeune rhizome est privé de feuilles vertes, maintenu à l'obscurité et par conséquent incapable d'assimiler directement le carbone de l'atmosphère ; il ne peut élaborer par lui-même les substances nécessaires à la

(1) Gaston Bonnier, *Sur quelques plantes annuelles ou bisannuelles qui peuvent devenir vivaces aux hautes altitudes* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1884, t. XXXI, p. 381).

(2) Seignette, *Recherches sur les Tubercules* (Rev. génér. de Botan., t. I, 1889).

(3) Leclerc du Sablon, *Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules* (Rev. génér. de Botan., t. X, 1898).

constitution de ses tissus et des réserves dont il est abondamment pourvu. Il doit les tirer de la tige aérienne à la base de laquelle il se développe et dont son point végétatif s'éloigne de plus en plus. On peut supposer que l'appareil libéro-ligneux ne se comporte pas ici comme dans une tige normale, le bois transportant vers les organes d'assimilation et de transpiration une sève brute ascendante, le liber emportant une sève élaborée descendante.

Les conditions sont bien différentes lorsque la tige aérienne se développe à l'extrémité du rhizome. Celui-ci peut alors être considéré comme la base d'une tige feuillée et capable d'assimiler; d'autre part, la tige de la saison précédente, dont il tirait ses éléments nutritifs, a été détruite. Il y a donc un véritable renversement dans l'apport de ces éléments.

Mais l'étude de ces rhizomes montre qu'ils ne se comportent pas tous d'une manière identique pendant leur période de croissance souterraine. Les uns, en effet, présentent des racines adventives qui apparaissent directement sur eux pendant cette première période; les autres la traversent tout entière et peuvent même émettre les premières feuilles aériennes avant de posséder aucune racine. C'est là un facteur qui peut être important, dont il faudra tenir compte au cours de cette étude et qui permettra de distinguer dans une certaine mesure la part qui revient aux racines et celle qui revient aux feuilles aériennes dans l'édification de la structure définitive du rhizome.

L'étude méthodique, morphologique et anatomique du rhizome pendant les différentes phases de son évolution annuelle et dans toutes ses régions pouvait seule me conduire à la solution du problème ainsi posé. J'ai principalement choisi des espèces dans lesquelles ces différentes phases sont bien déterminées, et, autant que possible, à rhizome très simple, assez long et sans ramifications secondaires trop abondantes. La plupart des plantes que j'ai étudiées ont été observées sur place dans le jardin et aux alentours du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau, où elles présentent un développement effectué dans des conditions sensiblement identiques.

Autant que possible, et cela était facilité par le mode même de vie de ces plantes, les organes prélevés aux différentes périodes de la végétation provenaient d'individus ayant une origine commune. L'étude anatomique en a été faite au moyen de coupes en séries, pratiquées à intervalles réguliers et rapprochés sur toute la longueur du rhizome dont les détails morphologiques avaient été au préalable fixés par le dessin.

J'ai divisé ce travail en trois chapitres. Le premier comprendra l'étude détaillée et comparée de deux rhizomes dont l'un (*Lathyrus silvestris*) présente des racines adventives pendant sa croissance souterraine, et l'autre (*Artemisia vulgaris*) n'en présente qu'après l'apparition des premières feuilles.

Le second chapitre sera consacré à l'étude d'une seule espèce (*Lysimachia vulgaris*), dont le rhizome offre des caractères intermédiaires entre les deux précédents.

Le troisième comprendra l'étude comparée du développement d'un certain nombre de rhizomes pouvant se rattacher à l'un ou à l'autre des types précédemment décrits.

J'ai indiqué au début de cette Introduction les différents points de vue auxquels s'étaient jusqu'ici placés les auteurs qui se sont occupés des tiges souterraines. Je donnerai à mesure qu'elles se présenteront les indications bibliographiques se rapportant plus particulièrement à tel ou tel détail de mon étude.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, sous la bienveillante direction et avec les précieux conseils de mon maître, M. Gaston Bonnier. Je lui adresse ici l'expression de ma profonde gratitude.

J'exprime aussi mes meilleurs remercîments à M. L. Dufour, directeur adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, pour l'intérêt qu'il a toujours témoigné à mes recherches.

CHAPITRE PREMIER

Étude comparée des Rhizomes de l'ARTEMISIA VULGARIS et du LATHYRUS SILVESTRIS

I. — Morphologie externe.

Les rhizomes de l'*Artemisia vulgaris* et du *Lathyrus silvestris* diffèrent par les relations qui existent chez eux entre le début du développement de la tige aérienne et celui des racines adventives : dans l'*Artemisia* la tige feuillée issue du rhizome apparaît alors que celui-ci est encore dépourvu de racines, tandis que dans le *Lathyrus* les racines adventives naissent sur le rhizome au fur et à mesure de sa croissance souterraine.

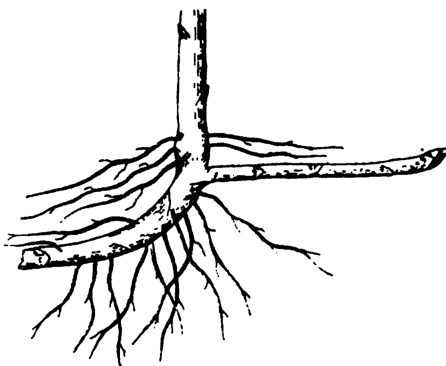


Fig. 1. — *Artemisia vulgaris*. — Rhizome en voie de croissance souterraine.

A. *Artemisia vulgaris*. — Suivant une règle générale, le jeune rhizome provient d'un bourgeon situé à l'aisselle d'une écaille sur la partie souterraine de la tige qui, dans cette région, est pourvue de nombreuses racines adventives (fig. 1). Le développement de ce bourgeon donne un rameau souterrain, blanchâtre, mesurant de six à huit millimètres de diamètre et muni d'écailles. La croissance de cet organe est assez lente, et sa longueur, lorsqu'il est parvenu à son complet développement, varie entre un et deux décimètres. A ce moment, il ne possède encore aucune racine adventive.

A la reprise de la végétation, le bourgeon terminal se redresse peu à peu pour arriver à la surface du sol, où il donne naissance aux premières feuilles aériennes (fig. 2).

Celles-ci forment d'abord une sorte de rosette, puis, les entre-nœuds s'allongeant, la tige aérienne se développe à son tour. Alors seulement apparaissent sur le rhizome de nom-

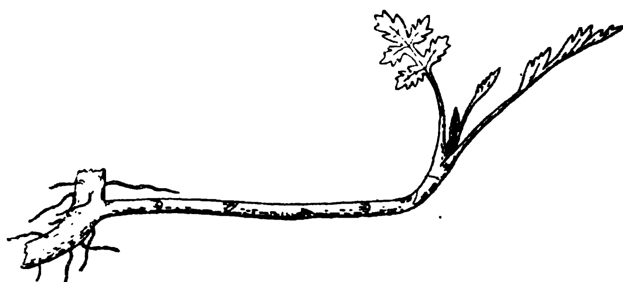


Fig. 2. — *Artemisia vulgaris.* — Développement des premières feuilles aériennes à l'extrémité du rhizome ne possédant pas encore de racines adventives.

breuses racines adventives qui naissent d'avant en arrière (1), c'est-à-dire, les premières à la base de la nouvelle tige aérienne, et les suivantes gagnant de proche en proche les parties plus anciennes du rhizome (fig. 3). Elles atteignent

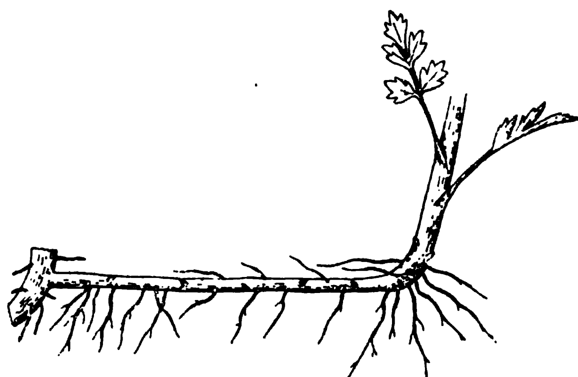


Fig. 3. — *Artemisia vulgaris.* — Rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives.

leur maximum en taille et en nombre à la base de la nouvelle tige aérienne. En même temps le rhizome acquiert un diamètre plus considérable dans toute sa longueur, mais principalement dans la région antérieure où les racines sont le plus développées.

(1) D'une manière générale, j'appellerai *antérieure* la partie du rhizome voisine du point végétatif, et *postérieure* la partie opposée.

B. *Lathyrus silvestris.* — Le rhizome du *Lathyrus silvestris* provient du développement d'un bourgeon souterrain situé soit à la base de la tige aérienne, soit en des points plus ou moins éloignés de la portion antérieure du rhizome précédent (fig. 4). Il se présente sous l'aspect d'un rameau horizontal assez grêle, blanc, muni d'écailles bien développées et à entre-nœuds assez allongés. Dès le début de sa croissance, on remarque qu'il diffère d'un rhizome tel que celui de l'*Artemisia vulgaris* par la présence de racines adventives qui prennent naissance à chaque nœud, d'abord au nombre de deux par nœud, puis de trois ou quatre; il en résulte que, lorsque sa croissance souterraine est terminée et avant que la tige feuillée terminale ait commencé à se développer, il possède déjà un système propre de racines. C'est dans cet état que le rhizome passe l'hiver; à la reprise de la végétation, le bourgeon terminal devient ascendant et sort de terre; le rhizome se modifie peu à peu au-dessus du sol, et on voit bientôt apparaître la tige feuillée munie des ailes latérales caractéristiques des *Lathyrus* (fig. 5). En même temps, le faisceau de racines adventives le plus rapproché du point où le rhizome devient ascendant acquiert un volume plus considérable par suite de la formation de nouvelles racines et de l'accroissement de celles qui existaient déjà. Ces modifications se produisent également dans les groupes de racines situés sur la portion horizontale du rhizome, mais avec une intensité moindre et qui diminue vers la partie postérieure. Il en est de même pour l'accroissement du rhizome en diamètre.

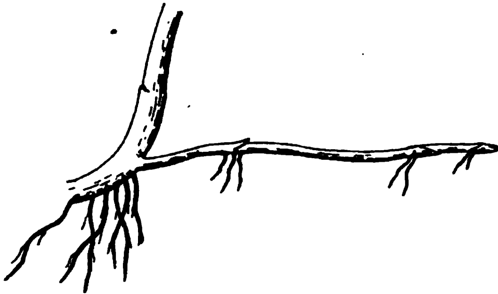


Fig. 4. — *Lathyrus silvestris.* — Rhizome en voie de croissance souterraine, muni de racines adventives à chaque nœud.

Rapprochons maintenant, en les résumant, les observations auxquelles a donné lieu l'étude de l'évolution annuelle de ces deux rhizomes. Trois phases bien nettes peuvent se distinguer dans l'*Artemisia vulgaris*:

1° Croissance souterraine sans racines;

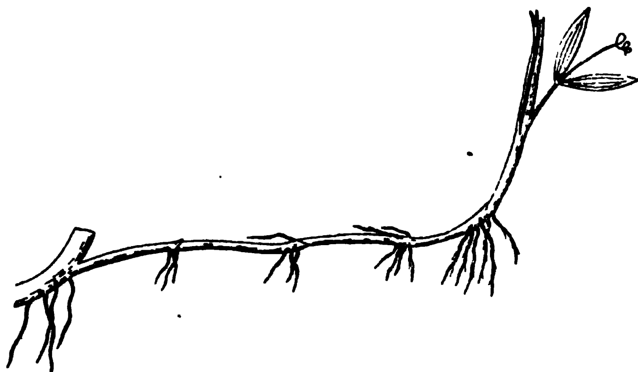


Fig. 5. — *Lathyrus silvestris*. — Rhizome terminé par la tige aérienne, à la base de laquelle les racines adventives ont pris un développement plus considérable que dans les parties éloignées.

2° Développement des premières feuilles aériennes, sans racines;

3° Naissance des racines adventives sur le rhizome, et développement complet de la tige aérienne.

Dans le *Lathyrus silvestris*, nous trouvons deux phases seulement:

1° Croissance souterraine du rhizome pourvu de racines adventives à chaque nœud;

2° Développement de la tige aérienne et accroissement des racines.

Ainsi, la présence de racines sur le jeune rhizome du *Lathyrus silvestris* y supprime la deuxième phase de l'*Artemisia vulgaris*, et nous ne trouverons pas dans cette dernière espèce la première phase du *Lathyrus*. L'étude comparée du développement anatomique de ces deux types nous permettra donc de déterminer, d'une part, l'influence des racines adventives sur un rhizome non terminé par une tige aérienne, d'autre part, celle des premières feuilles sur un rhizome ne possédant pas encore de racines. La structure normale du rhizome nous sera

donnée par l'état de ses différents tissus, et principalement du tissu conducteur, lorsque en même temps il possédera des racines et sera terminé par une tige aérienne feuillée.

II. — Développement anatomique.

Nous allons étudier parallèlement chez l'*Artemisia vulgaris* et chez le *Lathyrus silvestris* la structure du rhizome dans les différentes phases de son évolution annuelle que nous diviserons en deux parties :

1° Croissance souterraine du jeune rhizome.

2° Développement de la tige aérienne.

1° Croissance souterraine du jeune rhizome.

A. *Bourgeon terminal.* — Les tissus conjonctifs (cortical et médullaire) restent longtemps homogènes et ne présentent, même ultérieurement, que des différenciations de peu d'importance ; je m'occuperai donc principalement du développement du tissu conducteur, bois et liber.

Les premiers stades de développement, étudiés à l'extrémité du point végétatif, sont sensiblement identiques dans les deux espèces considérées. Le tissu procambial se différencie dans un méristème général très près du sommet ; il forme un certain nombre de cordons en relations avec l'insertion des jeunes écailles du bourgeon. Ces cordons se reconnaissent facilement sur la coupe transversale, où ils forment de petits îlots elliptiques, constitués par des cellules recloisonnées, plus petites et à membranes plus minces que celles des tissus environnants. Elles sont en voie de cloisonnement continu, et les premiers tubes criblés apparaissent de très bonne heure (fig. 6 et 7). Le premier se forme aux dépens d'une cellule située à la périphérie externe du cordon procambial ; les suivants se différencient en dedans de celui-ci et sur les côtés, d'une manière assez irrégulière (1).

(1) M. Chauveaud a montré la précocité des tubes criblés dans les bourgeons en voie de développement actif (*Sur le rôle des tubes criblés.* Revue générale de Botanique, t. IX, p. 427).

Pendant ce temps, les nouveaux cloisonnements des cellules procambiales se produisent d'une manière générale dans le

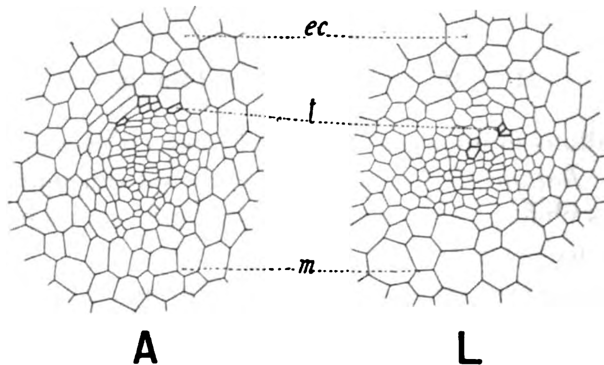


Fig. 6 et 7. — A, *Artemisia vulgaris*; L, *Lathyrus silvestris*. — Premiers tubes criblés dans un jeune faisceau du bourgeon d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *t*, tubes criblés; *m*, moelle. G=250.

sens tangentiel, de telle sorte qu'il s'établit en dedans du liber des files de cellules alignées radialement. Le liber continue à se différencier aux dépens des plus externes de ces éléments; la partie interne donnera les vaisseaux du bois dont aucun

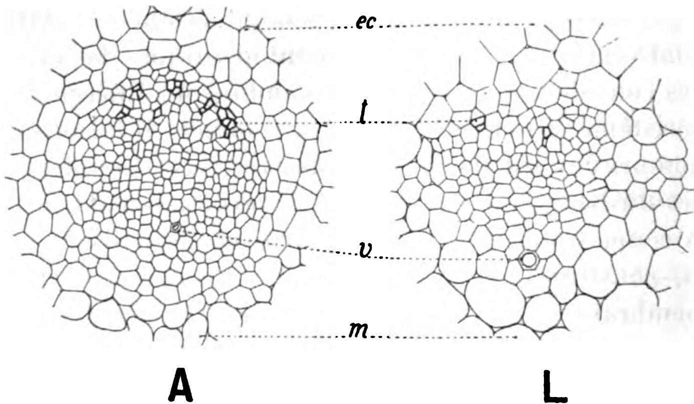


Fig. 8 et 9. — A, *Artemisia vulgaris*; L, *Lathyrus silvestris*. — Apparition du premier vaisseau ligneux dans un faisceau du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *t*, tubes criblés; *v*, vaisseaux ligneux; *m*, moelle. G = 250.

n'est encore différencié, alors que les tubes criblés forment déjà de petits îlots parfaitement distincts.

On observe maintenant une première différence entre le

rhizome de l'*Artemisia vulgaris* et celui du *Lathyrus silvestris* (fig. 8 et 9). Lorsque le premier vaisseau ligneux apparaît, généralement à l'extrémité interne de la file de cellules médiane, le liber est sensiblement plus développé chez l'*Artemisia* que chez le *Lathyrus*, où le bois commence plus tôt à se différencier. En outre, si on compare la taille du premier vaisseau, on constate que son diamètre est plus considérable dans le *Lathyrus*, où il mesure 10 μ en moyenne, que dans l'*Artemisia*, où il n'en mesure que 6.

Comparons les structures acquises par ces deux rhizomes à la base du bourgeon terminal. On trouve dans celui de

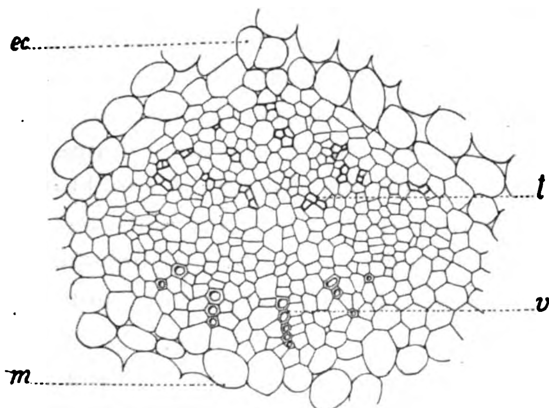


Fig. 10. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce ; *t*, tubes criblés ; *v*, vaisseaux ligneux ; *m*, moelle. G = 250.

l'*Artemisia vulgaris* quatre ou cinq faisceaux principaux dans lesquels le liber a pris un développement relativement considérable : il occupe environ la moitié de la surface totale du faisceau sur la coupe transversale (fig. 10). Entre le bois et le liber on compte en moyenne six assises de cellules alignées radialement, non différenciées et en voie de cloisonnement.

Le premier vaisseau, de très petit calibre, s'est différencié à l'extrémité interne de la file radiale médiane. Un ou deux autres vaisseaux se sont superposés à celui-ci ; ils sont alignés suivant la même file et toujours de très petit calibre (8 μ en moyenne). Les vaisseaux latéraux se différencient

généralement à la hauteur du dernier vaisseau de la file médiane et dans des files parallèles à celle-ci, dont elles sont séparées par quelques éléments non différenciés, en nombre variable. Au stade présent, les faisceaux les plus avancés en développement peuvent présenter trois ou quatre vaisseaux par file, alors que, sur la même coupe, certains faisceaux ne possèdent, outre la file médiane, que deux files amorcées chacune par un seul vaisseau. Ces premiers vaisseaux n'ont d'ailleurs qu'une existence de courte durée; on les voit rapidement s'atrophier et disparaître, écrasés entre les éléments conjonctifs environnants.

Dans le conjonctif interfasciculaire et pendant le développement des premiers vaisseaux, il est apparu une série de cloisonnements tangentiels, qui forment une assise génératrice à peu près continue et réunissent les faisceaux. Le méristème secondaire issu de ces cloisonnements a donné du liber à sa partie externe, et reste non différencié vers l'intérieur.

La seule différenciation à signaler dans les tissus parenchymateux est celle de canaux sécréteurs qui apparaissent de très bonne heure dans les assises les plus profondes de l'écorce.

Dans le *Lathyrus silvestris*, on trouve quatre ou cinq faisceaux bien développés. Ici encore, le liber occupe environ la moitié de la surface totale du faisceau; il est séparé du bois par un petit nombre d'assises non différenciées (trois en moyenne) (fig. 11).

Les premiers vaisseaux se sont différenciés à l'extrémité interne du faisceau, sans toutefois se présenter en lignes parallèles aussi nettement que dans l'*Artemisia*; car, d'une part, ils se forment plus près les uns des autres, et d'autre part, leur diamètre, beaucoup plus considérable, nuit à la régularité de leur disposition. Chaque faisceau comprend environ cinq vaisseaux, mesurant chacun 16 μ de diamètre en moyenne; les plus gros peuvent atteindre 20 μ. Il n'y a pas ici d'assise génératrice continue entre les faisceaux, mais on observe la formation de trois ou quatre faisceaux moins avancés en développement et dans lesquels le liber seul est différencié.

Ici encore, les canaux sécréteurs représentent la seule différenciation à signaler dans les tissus parenchymateux.

B. *Partie adulte.* — En allant des régions les plus jeunes

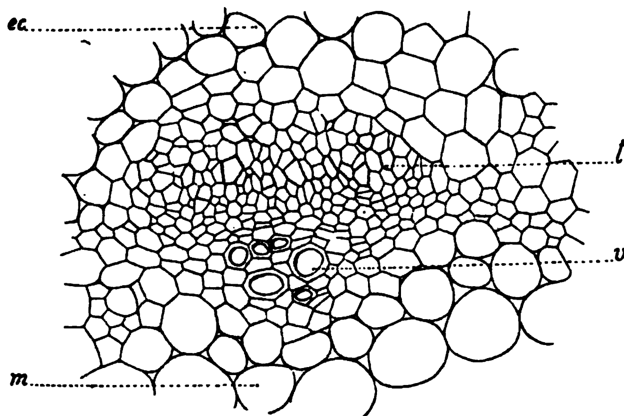


Fig. 11. — *Lathyrus silvestris.* — Faisceau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; mêmes lettres que pour la figure 10. G = 250.

aux plus âgées, c'est-à-dire en s'éloignant du bourgeon terminal, on assiste à l'accroissement progressif de la structure observée à la base du bourgeon, accroissement lent et irrégulier en ce qui concerne le bois pour l'*Artemisia*, beaucoup plus régulier pour le *Lathyrus*.

Dans l'*Artemisia vulgaris*, à partir du deuxième entre-nœud, on voit la lignification augmenter peu à peu dans les faisceaux, où elle affecte les files de cellules situées entre les vaisseaux déjà différenciés. D'autre part, il se forme, mais d'une manière assez irrégulière, quelques vaisseaux dans les arcs de méristème secondaire interfasciculaire, en face des îlots de liber antérieurement différenciés.

Étudions maintenant la structure des régions les plus âgées d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine. Pour ce qui concerne le système conducteur, on observe un anneau discontinu formé d'arcs libéro-ligneux correspondant, les uns aux faisceaux primitifs, dont les premiers vaisseaux sont en voie de disparition (fig. 12), les autres aux parties différenciées ultérieurement entre ces faisceaux.

Le liber occupe environ un tiers de la surface, et on remarque un commencement de sclérification dans ses élé-

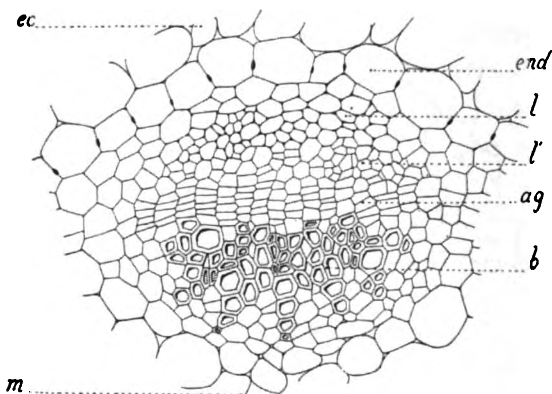


Fig. 12. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *l*, ancien liber en voie de sclérification; *l'*, liber plus récemment formé; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse et méristème secondaire; *b*, bois; *m*, moelle. G = 250.

ments les plus anciens; il est séparé du bois par une large zone de méristème secondaire, comprenant en moyenne six

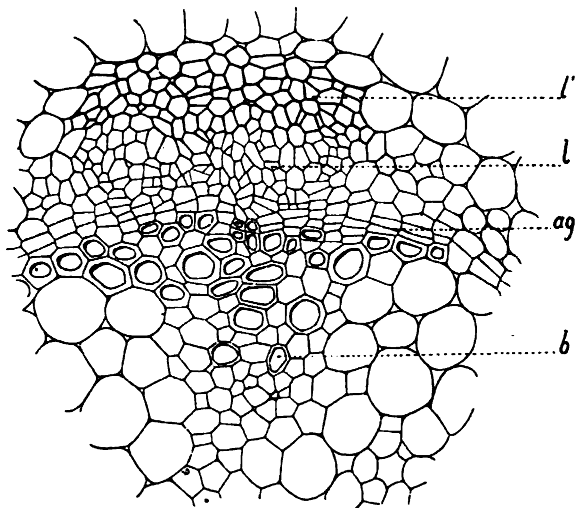


Fig. 13. — *Lathyrus silvestris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base d'un rhizome ayant terminé sa période de croissance souterraine; *l'*, ancien liber à membranes épaissies; *l*, liber plus récemment formé; *ag*, assise génératrice; *b*, bois. G = 250.

assises de cellules superposées. Le bois a augmenté le nombre et le calibre de ses vaisseaux; la lignification de ses éléments

est à peu près complète. Il s'est en outre formé une assise génératrice péridermique dans l'assise sous-épidermique.

Chez le *Lathyrus silvestris*, le développement se poursuit dans le même sens que chez l'*Artemisia*. Les différences portent encore sur le calibre des vaisseaux ligneux, toujours plus grand dans le *Lathyrus*, et sur leur nombre qui s'accroît plus régulièrement (fig. 13). La portion de méristème secondaire non différencié qui sépare le bois du liber est ici bien moins considérable que dans l'*Artemisia* et réduite à deux assises. Les éléments issus de l'assise génératrice sont, presque aussitôt après leur formation, différenciés en liber et en bois. Le liber présente un accroissement constant et un épaississement des membranes dans ses parties les plus anciennes. La partie ligneuse de chaque faisceau est réunie à celle des faisceaux voisins par des arcs scléreux, dont les éléments proviennent d'une assise génératrice interfasciculaire.

Ici encore, il s'est formé une assise péridermique d'origine sous-épidermique.

2° Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne.

Les premières feuilles aériennes apparaissant à l'extrémité du rhizome de l'*Artemisia vulgaris* avant que celui-ci ne porte des racines adventives, il y a là, comme nous l'avons vu plus haut, une phase qui n'est pas représentée dans le *Lathyrus*. Nous sommes donc obligé de séparer les deux espèces que nous avons étudiées parallèlement jusqu'ici.

Artemisia vulgaris. — A. *Structure du rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes*. — On constate à ce moment dans les parties les plus jeunes du rhizome, c'est-à-dire les plus voisines de la tige aérienne en voie de développement, une rapide augmentation du liber corrélative à une recrudescence d'activité de l'assise génératrice (fig. 14), sans qu'une accélération sensible se manifeste du côté du bois.

En étudiant une série de coupes pratiquées dans des parties

plus âgées du rhizome, on assiste au fonctionnement rapide de l'assise génératrice. Du côté du liber, la différenciation des éléments en tubes criblés a lieu presque aussitôt après leur formation, tandis que les parties anciennes du liber son

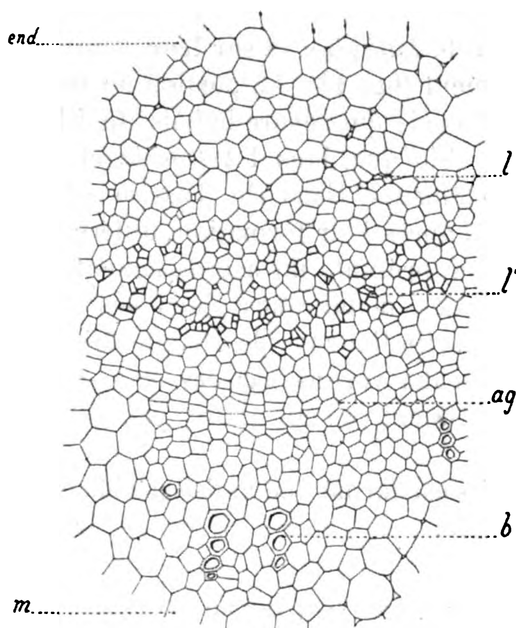


Fig. 14. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux au sommet du rhizome, pendant le développement des premières feuilles aériennes ; *end*, endoderme ; *l*, liber ancien dont les tubes criblés sont en dégénérescence ; *l'*, liber plus récemment formé ; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire ; *b*, bois ; *m*, moelle. G = 250.

envahies par la sclérification (fig. 15). Du côté du bois, la différenciation est très lente et irrégulière, parfois nulle dans certains faisceaux. Le tissu auquel l'assise génératrice donne naissance à la partie interne est constitué par des éléments cellulosiques, régulièrement alignés en files radiales, et parmi lesquels ne se différencient, tardivement, que quelques vaisseaux disposés irrégulièrement et de petit calibre. La partie ligneuse d'un faisceau sera donc constituée de la manière suivante, en allant du centre à la périphérie :

1° Les deux ou trois premiers vaisseaux entourés d'un parenchyme cellulosique, souvent en voie de disparition ou pouvant même avoir complètement disparu. Au-dessus se trouve une zone assez étroite complètement lignifiée. Cet

ensemble représente la structure acquise par le bois pendant la croissance souterraine du rhizome (fig. 15, *b*);

2° Une région d'éléments cellulosiques alignés radiale-

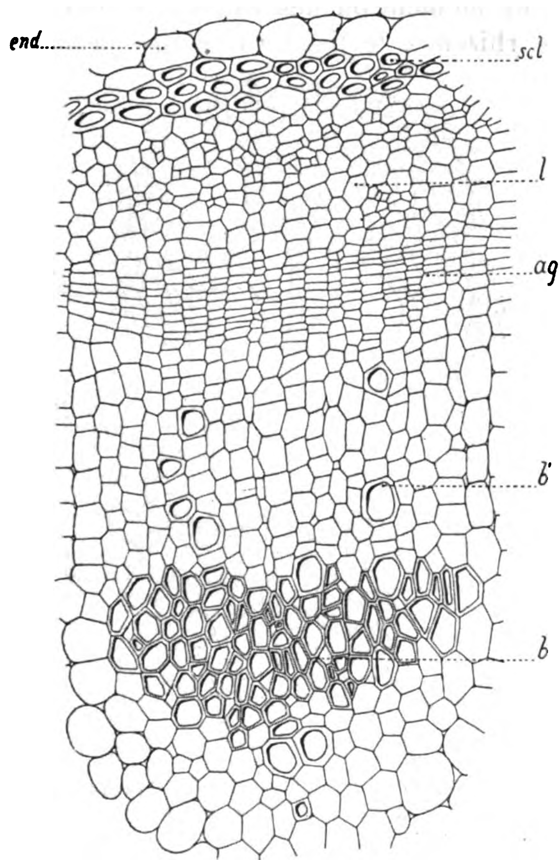


Fig. 15. — *Artemisia vulgaris*. — Faisceau libéro-ligneux à la base du rhizome, pendant le développement des premières feuilles aériennes; *end*, endoderme; *scl*, sclérenchyme libérien; *l*, liber; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire; *b*, bois formé pendant la période de croissance souterraine; *b'*, bois formé pendant le développement des premières feuilles aériennes. G = 250.

ment avec quelques vaisseaux de petit calibre, et formée pendant la croissance des premières feuilles aériennes à l'extrémité du rhizome qui ne présente pas encore de racines (fig. 15, *b'*).

B. *Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne et celui des racines.* — Cette phase, qui se poursuivra jusqu'au complet développement de la tige aérienne, est

caractérisée par une brusque modification de la structure du bois; il acquiert à ce moment les caractères qu'il conservera jusqu'au terme de la végétation.

A partir du moment où des racines adventives apparaissent sur le rhizome, le tissu vasculaire prend rapidement

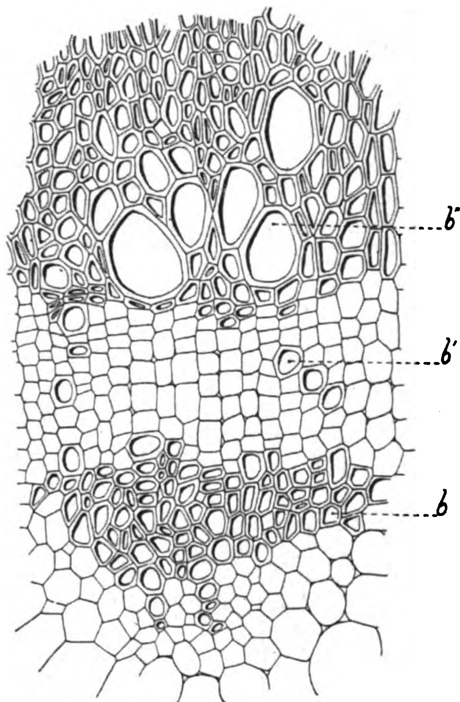


Fig. 16. — *Artemisia vulgaris.* — Portion de l'anneau ligneux dans un rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives; *b*, bois formé pendant la période de croissance souterraine; *b'*, bois formé pendant le développement des premières feuilles; *b''*, bois formé pendant le développement des racines et l'accroissement de la tige aérienne. G = 250.

une grande importance et diffère profondément dans sa structure de celui qui s'était formé pendant la phase précédente (fig. 16). Il constitue un anneau continu comprenant des vaisseaux de gros calibre (38 μ en moyenne); le parenchyme ligneux et les rayons médullaires sont entièrement sclérifiés. Cette portion du bois succède brusquement et sans transition à la portion précédente qui garde les caractères antérieurement acquis, et à laquelle elle vient se superposer, de même que celle-ci s'est superposée à la structure primitive du bois sans se confondre avec elle.

Comparons entre elles les différentes parties de ce rhizome. En étudiant sa morphologie externe, nous avons vu les racines adventives se développer d'avant en arrière,

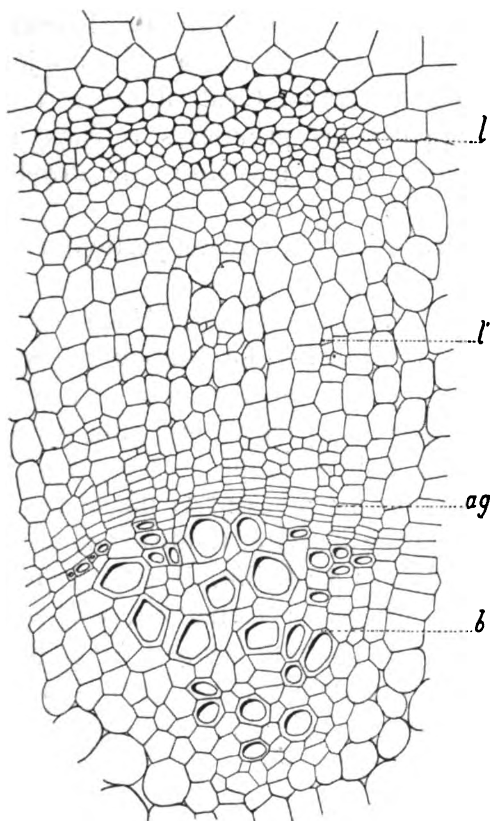


Fig. 17. — *Lathyrus silvestris.* — Faisceau libéro-ligneux au sommet d'un rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes ; *l*, liber ancien à membranes épaissies ; *l'*, liber plus récemment formé ; *ag*, assise génératrice et méristème secondaire ; *b*, bois. G = 250.

c'est-à-dire, des régions les plus jeunes, et par conséquent les plus voisines de la nouvelle tige aérienne, vers les plus anciennes. L'accroissement de l'anneau ligneux se produit dans le même sens. Considérons en effet des coupes pratiquées dans les régions antérieure, moyenne et postérieure du rhizome au point de vue de la largeur de l'anneau vasculaire formé depuis l'apparition des racines, et du nombre de vaisseaux qu'il comporte suivant une file radiale.

Régions.	Largeur de l'anneau vasculaire en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file.
Antérieure	750	10
Moyenne	550	8
Postérieure..........	500	5

Le maximum de différenciation de l'anneau ligneux se trouve donc dans la partie du rhizome la plus jeune et la plus voisine de la tige aérienne. C'est en même temps celle sur laquelle ont apparu les premières racines adventives, et où elles présentent leur maximum de développement en nombre et en taille.

Les autres tissus n'offrent aucune particularité intéressante à signaler.

Lathyrus silvestris. — Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne. — Le développement des premiers organes aériens a pour effet d'accroître considérablement le tissu libérien dans les parties les plus voisines du rhizome (fig. 17). Le bois continue à s'accroître régulièrement comme nous l'avons vu pendant la phase précédente, mais avec une plus grande activité. Contrairement à ce que nous avons observé dans l'*Artemisia*, il différencie ses éléments presque aussitôt après leur formation, très près de l'assise génératrice. Pendant quelque temps le liber présente encore un plus grand développement que le bois; mais celui-ci ne tarde pas à prendre une plus grande importance au fur et à mesure de l'accroissement de la tige feuillée et de celui des racines adventives qui augmentent en même temps.

Comme dans l'*Artemisia vulgaris*, l'accroissement des racines, et corrélativement celui du bois, vont en diminuant d'avant en arrière, bien qu'ici les différences soient moindres.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE I

Au point de vue de la morphologie externe de leur développement, les rhizomes de l'*Artemisia vulgaris* et du *Lathyrus silvestris* sont caractérisés par l'ordre dans lequel apparaissent les racines adventives et les premières feuilles aériennes.

Sur le rhizome de l'*Artemisia vulgaris*, les racines ne naissent qu'après les premières feuilles. Le rhizome du

Lathyrus silvestris porte des racines pendant sa croissance souterraine, avant le développement de la tige aérienne.

Chez ces deux espèces, l'accroissement des racines adventives va en diminuant à mesure que l'on s'éloigne de la tige aérienne terminale.

Au point de vue du développement anatomique de l'appareil conducteur, on peut distinguer deux périodes dans l'évolution annuelle du rhizome.

La première correspond à la croissance souterraine du jeune rhizome. L'apparition des premiers tubes criblés précède de beaucoup celle des premiers vaisseaux ligneux. Le premier vaisseau apparaît plus tôt et son calibre est plus grand dans le *Lathyrus* que dans l'*Artemisia*. La zone de tissu non différencié qui sépare le liber du bois est plus considérable dans cette dernière espèce.

La seconde période correspond au développement de la tige aérienne terminale. Son début est marqué dans ces deux rhizomes par une recrudescence d'activité de l'assise génératrice libéro-ligneuse et par un rapide accroissement du liber. Dans l'*Artemisia*, tant que les racines adventives ne sont pas développées sur le rhizome, le bois ne se différencie que d'une façon très lente et irrégulière; il prend son développement normal au moment de l'apparition des racines. Dans le *Lathyrus*, il continue à s'accroître régulièrement.

Enfin, chez ces deux espèces, le maximum de développement et de différenciation du système vasculaire coïncide avec le maximum de développement des racines adventives, au voisinage de la tige aérienne terminale.

CHAPITRE II

Étude du Rhizome de LYSIMACHIA VULGARIS.

I. — Morphologie externe.

Royer (1) décrit de la manière suivante le rhizome de la Lysimaque : « Drageons radicants seulement en leur quart

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, *loc. cit.*

« antérieur où ils sont épaissis et deviennent ascendants. » Ces quelques mots suffisent à montrer l'intérêt que peut présenter ce rhizome au point de vue auquel je me suis placé ; la localisation des racines nous permettra de préciser leur influence sur la structure du rhizome.

Le jeune rhizome prend naissance à la base de la tige

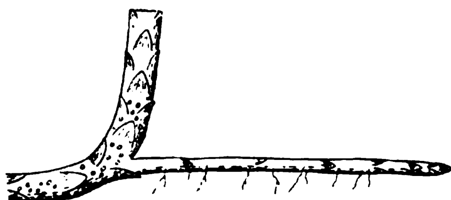


Fig. 18. — *Lysimachia vulgaris.* — Rhizome en voie de croissance souterraine. (Les racines ont été supprimées sur le rhizome précédent.)



Fig. 19. — *Lysimachia vulgaris.* — Début du développement des racines et de la croissance verticale du rhizome.

aérienne par développement d'un bourgeon axillaire souterrain (fig. 18). Le rameau ainsi formé croît d'abord horizontalement et atteint une longueur variable avec la nature du sol (de deux à cinq décimètres et au delà pour les terrains très

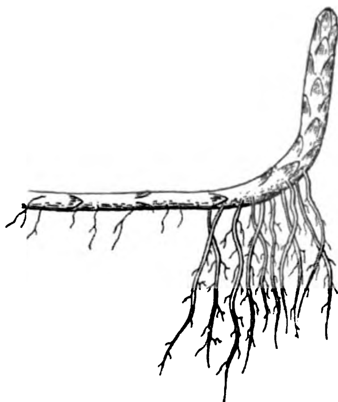


Fig. 20. — *Lysimachia vulgaris.* — Extrémité antérieure d'un rhizome ayant termin sa période de croissance souterraine.

humides). Il est muni d'écailles bien développées, séparées par des entre-nœuds de trois à six centimètres.

Il n'est pas toujours, comme Royer semble le dire, complètement dépourvu de racines ; il peut en présenter quelques-unes,

mais rares et filiformes ; certains individus pourront n'en posséder aucune.

Un peu avant le terme de la période de croissance souterraine, on voit de nombreuses racines adventives, bien constituées, apparaître à la base du bourgeon terminal (fig. 19). En même temps celui-ci se redresse peu à peu

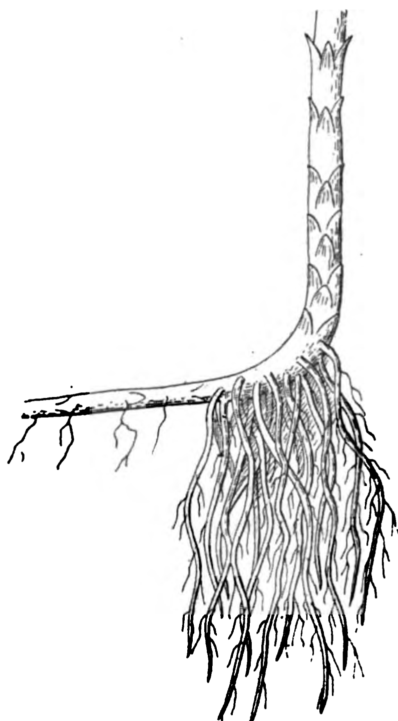


Fig. 21. — *Lysimachia vulgaris*. — Partie antérieure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne et l'accroissement des racines.

jusqu'à former un angle de 90° avec sa direction horizontale primitive. Les racines prennent un développement de plus en plus considérable en nombre et en taille, et le rhizome se termine par une portion verticale, fortement enracinée à sa base, dont le diamètre est sensiblement plus grand que celui de la région précédente, et dont les écailles sont beaucoup plus rapprochées (fig. 20). Sa croissance s'arrête à une faible distance au-dessous de la surface du sol.

Au moment de donner naissance à la nouvelle tige aérienne,

le bourgeon terminal du rhizome reprend avec plus d'activité sa croissance verticale, vient émerger au-dessus du sol et développe la tige aérienne feuillée et florifère (fig. 21). En même temps, le faisceau de racines s'accroît considérablement et le diamètre du rhizome augmente, *mais seulement dans la région comprise entre les racines et la tige aérienne.*

II. — Développement anatomique.

Comme dans le chapitre précédent, cette étude sera divisée en deux parties: 1° structure du rhizome pendant sa croissance souterraine ; 2° structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne terminale. En outre, il y aura lieu d'étudier séparément dans chacune de ces parties le développement et la structure de la portion non radicante et ceux de la portion radicante du rhizome.

1° Croissance souterraine du rhizome.

A. *Période de végétation horizontale, sans racines.* — Le tissu procambial forme ici très rapidement un anneau continu

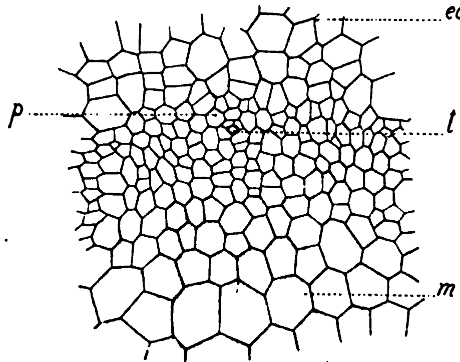


Fig. 22. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau procambial à l'extrémité du bourgeon d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce; *p*, péricycle ; *t*, tube criblé ; *m*, moelle. G = 250.

par recloisonnement des cellules du méristème général à l'extrémité du bourgeon, et ses éléments prennent bientôt des cloisons tangentielles propres à en augmenter la

largeur. Les tubes criblés se différencient de place en place par petits îlots à la partie externe de cet anneau, mais en laissant en dehors deux ou trois assises qui forment par conséquent le péricycle (fig. 22). Ils prennent toujours une avance sensible sur les vaisseaux ligneux qui n'apparaissent que plus tard.

Lorsque ces îlots de tubes criblés constituent à peu près un anneau continu, on voit de place en place, et assez irrégu-

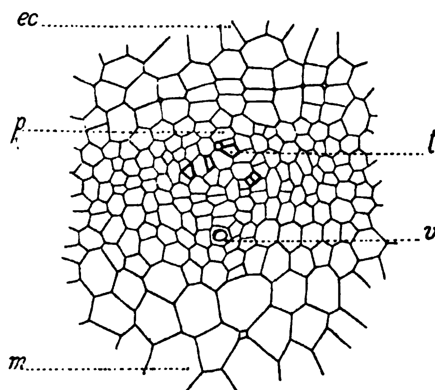


Fig. 23. — *Lysimachia vulgaris*. — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine; *ec*, écorce; *p*, péricycle; *t*, tubes criblés; *v*, premier vaisseau ligneux; *m*, moelle. G = 250.

lièrement, apparaître les premiers vaisseaux, à l'extrémité d'une file radiale de cellules, comprenant en moyenne quatre ou cinq éléments superposés qui séparent le premier vaisseau du dernier tube criblé (fig. 23). Ces vaisseaux augmentent progressivement en nombre, mais plutôt dans le sens latéral que dans le sens radial, en se différenciant en face des îlots de tubes criblés. La tendance à former un anneau continu se manifeste ainsi de très bonne heure, mais d'une manière imparfaite par suite de la lente différenciation des vaisseaux du bois. Ceux-ci mesurent 10 μ de diamètre en moyenne.

A la base du bourgeon terminal, la structure de l'appareil conducteur sera la suivante : un assez grand nombre d'îlots libériens répartis suivant un cercle et en face de chacun desquels se sont différenciés quatre ou cinq vaisseaux (fig. 24). Ces ébauches de faisceaux sont réunies par des arcs de tissu non différencié, provenant de la multiplication des

cellules de l'anneau procambial. L'assise la plus interne de l'écorce épaissit légèrement et lignifie les parois radiales de ses cellules, et forme l'endoderme.

Suivons maintenant l'accroissement de cette structure dans

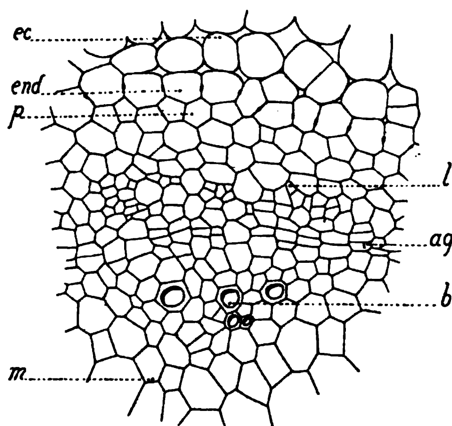


Fig. 24. — *Lysimachia vulgaris*. — Portion de l'anneau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine, avant le développement du faisceau de racines; *ec*, écorce; *end*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *m*, moelle. G = 250.

un rhizome parvenu au moment où son bourgeon terminal va s'enraciner et devenir ascendant.

En ce qui concerne l'appareil conducteur, on remarque principalement la lenteur de son accroissement dans le sens radial. Le liber ne subit que peu de modifications et se développe médiocrement. Le bois forme assez rapidement un anneau continu par l'augmentation du nombre de ses vaisseaux dans le sens latéral, et par la lignification des éléments interposés.

Dans les parties les plus différenciées, c'est-à-dire dans la région postérieure, on trouve un anneau libéro-ligneux continu, de médiocre épaisseur, le bois ne comprenant que deux ou trois vaisseaux superposés. L'assise génératrice semble ne fonctionner qu'avec une extrême lenteur.

Les éléments péricycliques sont en partie sclérifiés. Dans le parenchyme cortical et médullaire, la seule différenciation à signaler est celle de quelques fibres sclérifiées isolées. Il n'y a pas de formations secondaires subéro-phellodermiques.

B. *Développement de la région enracinée.* — Le développement général de cette portion du rhizome s'effectue d'une manière analogue à celui de la région précédente, mais avec une accélération sensible pour le système conducteur et principalement pour le bois dont les vaisseaux augmentent plus rapidement en nombre (fig. 25).

Néanmoins, et contrairement à ce que l'on aurait pu

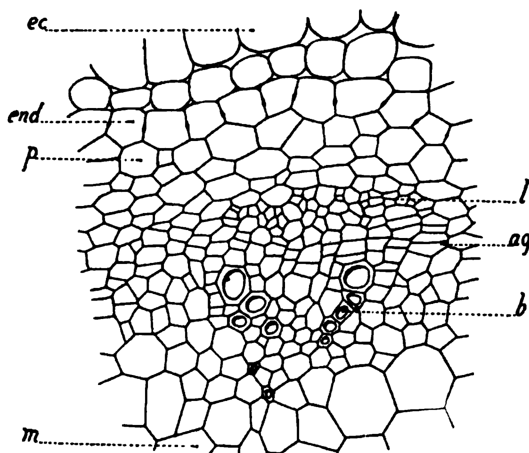


Fig. 25. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux à la base du bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine, pendant le développement du faisceau de racines; mêmes lettres que pour la figure 24. G = 250.

prévoir, il n'y a pas lieu d'accorder ici une influence considérable à la présence des racines sur cette région du rhizome. J'ai pourtant observé chez quelques individus un développement du bois beaucoup plus considérable dans la région enracinée que dans la région horizontale et plus ancienne du rhizome.

2° Structure du rhizome pendant le développement de la tige aérienne.

Au moment de l'apparition des premières feuilles aériennes, les parties du rhizome les plus voisines présentent, comme nous l'avons vu dans les espèces précédentes, une recrudescence d'activité de l'assise génératrice suivant toute la circonférence de l'anneau libéro-ligneux, et un rapide accrois-

sement du système conducteur, mais principalement du liber. Cette accélération se constate dans toute la longueur de la

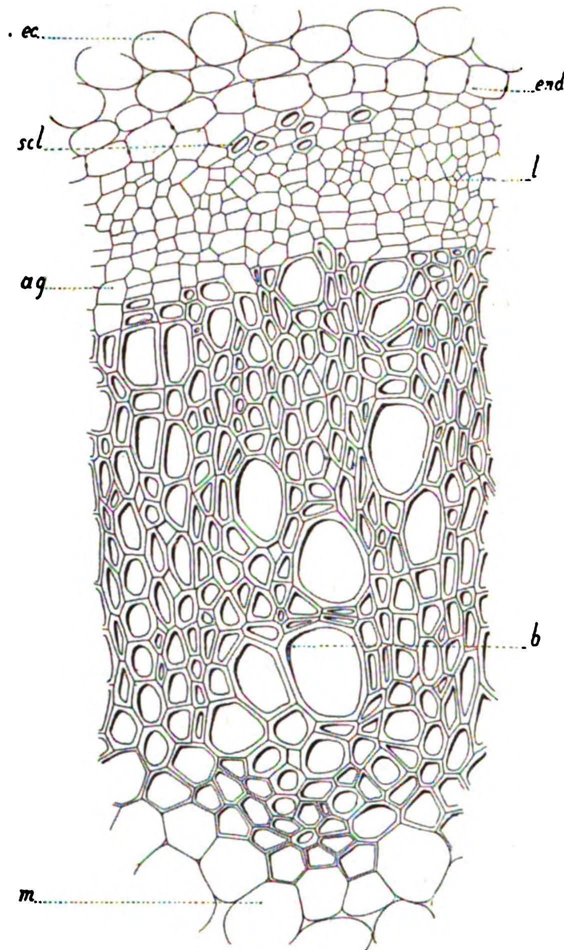


Fig. 26. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans la partie du rhizome comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne développée: *ec*, écorce; *end*, endoderme; *scl*, sclérenchyme péricyclique et libérien; *l*, liber; *ag*, assise génératrice ; *b*, bois ; *m*, moelle. G = 250.

région du rhizome comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne en voie de développement.

Étudions maintenant les différentes parties d'un rhizome terminé par la tige aérienne développée, et considérons successivement la portion comprise entre les racines et la tige aérienne, et celle qui s'étend en arrière des racines.

A. *Portion du rhizome comprise entre les racines et la tige aérienne.* — L'examen d'une série de coupes ne montre pas de variations sensibles suivant toute l'étendue de cette région, que les parties auxquelles on s'adresse soient les plus proches des racines ou de la tige aérienne. La description d'une coupe prise dans la partie moyenne nous suffira donc ici.

Le liber ne présente pas de modifications sensibles dans sa

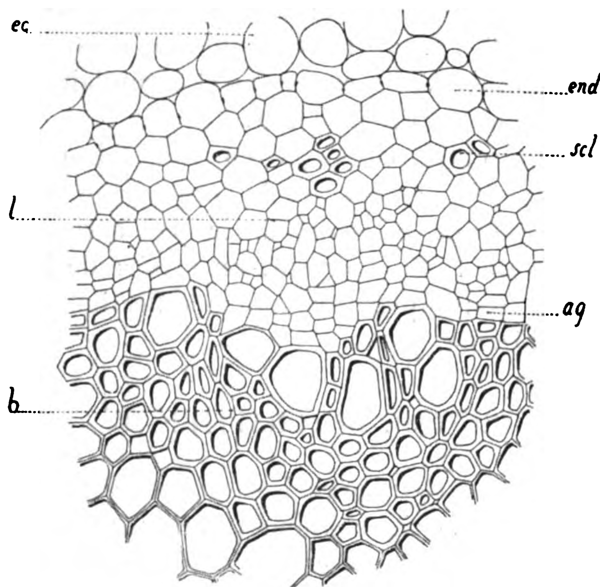


Fig. 27. — *Lysimachia vulgaris.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux dans la région du rhizome située en arrière du faisceau de racines, la tige aérienne étant développée ; mêmes lettres que pour la figure 26. G = 250.

largeur ou dans le nombre de ses éléments, depuis le moment où nous l'avons vu s'accroître rapidement, lors du développement des premières feuilles aériennes. Il n'en est pas de même pour le tissu vasculaire; il a pris, en effet, un développement important pendant la croissance de la tige aérienne (fig. 26). Il forme maintenant un anneau mesurant en moyenne de 250 à 300 μ de largeur (1), entièrement lignifié, avec des vaisseaux de gros calibre et dont le nombre varie entre cinq et six suivant une file radiale.

(1) Ces chiffres et ceux de la région suivante sont donnés d'après un même rhizome. Ils sont susceptibles de variations selon la vigueur plus ou moins grande des individus, mais on peut considérer leurs rapports comme constants.

B. *Portion du rhizome située en arrière des racines.* — Dans cette région, le système conducteur ne subit pour ainsi dire aucune modification pendant le développement de la tige aérienne. Le fonctionnement de l'assise génératrice semble s'être arrêté au moment où la région enracinée a commencé à se développer. Le liber ne forme qu'un anneau étroit, comprenant trois ou quatre assises d'éléments ; l'anneau ligneux mesure 70 μ de largeur avec deux ou trois vaisseaux superposés (fig. 27). Seuls les éléments de soutien (sclérenchyme péricyclique, fibres corticales et médullaires) peuvent avoir augmenté leur différenciation.

La transition entre cette portion du rhizome dont le développement s'est arrêté, et la précédente où il s'est poursuivi pendant la croissance de la tige aérienne, se fait dans la région de l'enracinement. En arrière de la dernière racine, on ne trouve plus aucune modification dans toute l'étendue du rhizome.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE II

Dans chacune des deux périodes (croissance souterraine et développement de la tige aérienne) par lesquelles passe le rhizome de la Lysimaque au cours de son évolution annuelle, il faut distinguer : 1° la portion horizontale sans racines, ou à racines très réduites ; 2° la portion verticale fortement enracinée.

Pendant la croissance souterraine du rhizome, la différenciation des tissus se fait d'une manière sensiblement identique dans ces deux portions ; mais il se manifeste une accélération, principalement du côté du bois, dans le développement de la partie enracinée.

Pendant le développement de la tige aérienne, aucune modification ne se produit dans la structure acquise par la portion non enracinée pendant la période précédente. Dans la partie enracinée, le développement des premières feuilles aériennes accélère l'activité de l'assise génératrice et augmente rapidement l'importance du liber. Le bois acquiert ultérieurement un développement beaucoup plus considérable en largeur, et

en nombre de vaisseaux ; cet accroissement se poursuit pendant tout le développement de la tige aérienne ; il est limité à la portion du rhizome comprise entre les racines et la tige aérienne.

CHAPITRE III

Étude de différents Rhizomes.

Ce chapitre sera consacré à l'étude de l'évolution annuelle de quelques rhizomes, que je diviserai en deux groupes d'après la présence ou l'absence de racines pendant la période de croissance souterraine.

I. — Rhizomes sans racines pendant leur croissance souterraine.

TANACETUM VULGARE.

Morphologie externe. — Le port général du *Tanacetum* rappelle beaucoup celui de l'*Artemisia vulgaris* ; le rhizome a la même origine et le même mode de développement, mais il peut atteindre des proportions beaucoup plus considérables. Suivant la règle générale, il provient d'un bourgeon qui se développe à la base de la tige aérienne ayant à peu près terminé sa croissance. Il forme un rameau souterrain horizontal de trois à quatre millimètres de diamètre, muni d'écailles, à entre-nœuds assez allongés, et acquiert une longueur variable avec les terrains, généralement comprise entre vingt et quarante centimètres. Au moment de donner la nouvelle tige aérienne, le bourgeon terminal se redresse peu à peu, et, sorti du sol, forme une rosette de feuilles (fig. 28). Les deux ou trois premières sont développées lorsque les premières racines adventives apparaissent sur le rhizome ; celles-ci naissent d'abord à la base de la rosette de feuilles, puis continuent à se développer d'avant en arrière (fig. 29). Leur nombre et leur grosseur atteignent toujours leur maximum au voisinage de la tige aérienne en voie de croissance, et diminuent en s'en éloignant.

Développement anatomique. — Dans le bourgeon terminal,

on constate ici encore une très grande précocité de la différenciation des tubes criblés par rapport à celle des vaisseaux ligneux. Les premiers tubes se différencient de très bonne heure à la

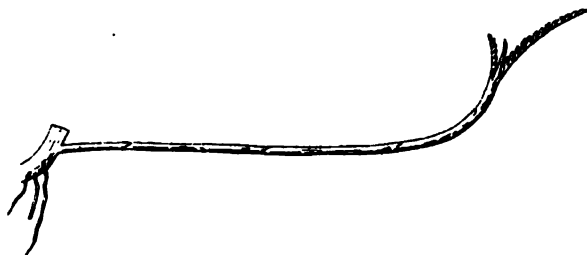


Fig. 28. — *Tanacetum vulgare.* — Rhizome terminé par les premières feuilles aériennes et ne possédant pas encore de racines adventives.

partie externe et dans la dernière assise des cordons de procambium ; leur nombre augmente rapidement. Pendant ce temps les cellules de la portion interne des faisceaux se divisent par des cloisons tangentielles et donnent ainsi un certain nombre de files

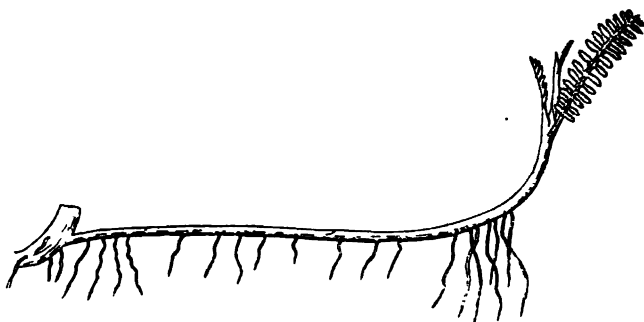


Fig. 29. — *Tanacetum vulgare.* — Développement des racines adventives sur le rhizome.

de cellules alignées radialement. Ces files comptent en moyenne de six à huit éléments lorsque se différencie le premier vaisseau du bois. Celui-ci, de très petit calibre, apparaît à l'extrémité d'une file médiane ; sa durée est en général très courte, et il commence souvent à s'atrophier au moment de la différenciation du vaisseau qui lui est immédiatement superposé. Les vaisseaux qui viennent ensuite se différencient, les uns suivant la file qui a donné le premier, les autres suivant des files parallèles à celle-ci, dont elles sont généralement séparées par une ou deux files non différenciées. Cette différenciation des vaisseaux du

bois est d'ailleurs très lente, surtout si on la compare à celle du liber qui augmente rapidement.

En même temps les cellules du conjonctif situé entre les faisceaux primitifs se sont recloisonnées de manière à les réunir par un anneau continu de méristème secondaire ; au bord externe de ce méristème se différencient par petits îlots de nouveaux tubes criblés, en face desquels des vaisseaux ligneux apparaîtront ultérieurement.

Au milieu du premier entre-nœud après le bourgeon terminal, l'appareil conducteur comprendra un certain nombre de faisceaux dans lesquels le liber est bien développé ; il présente à sa partie externe les premiers tubes criblés en voie de dégénérescence, et à la partie interne de nouveaux éléments en période d'activité. Le bois, séparé du liber par deux ou trois assises non différenciées, est constitué en moyenne par trois files parallèles de vaisseaux dont les deux derniers seuls semblent capables de fonctionner comme éléments conducteurs, les premiers étant entrés en voie de dégénérescence, ou même presque complètement atrophiés. Entre les vaisseaux le parenchyme reste cellulosique. Ces faisceaux sont reliés par un anneau continu de liber en face duquel se sont différenciées de place en place quelques files de deux ou trois vaisseaux du bois, réunies par une ou deux assises de parenchyme ligneux.

En étudiant une série de coupes pratiquées dans toute la longueur d'un rhizome ayant à peu près terminé sa croissance souterraine, on peut suivre l'accroissement d'ailleurs très lent de cette structure. Les parties les plus âgées présentent un anneau continu de liber dont la portion externe est en voie de sclérification. Le bois forme également un anneau continu de cinq ou six assises d'éléments (vaisseaux et parenchyme ligneux).

Quelques îlots de sclérenchyme apparaissent dans l'écorce, l'épiderme s'exfolie et est remplacé par quelques assises de liège d'origine sous-épidermique.

Au moment où les premières feuilles se développent au-dessus du sol, l'assise génératrice entre dans une période de cloisonnements très actifs. Le liber augmente rapidement par rapport au bois, en ce sens que les tubes criblés se différencient de très bonne heure et en grand nombre. Du côté du bois, le méristème

secondaire issu du fonctionnement de l'assise génératrice ne reste pas cellulosique comme dans l'*Artemisia*; ses éléments se différencient en parenchyme ligneux, mais sans vaisseaux, ou avec quelques rares vaisseaux. Ces modifications ne se produisent que dans les parties du rhizome les plus voisines de la tige aérienne en voie de croissance.

Le développement des racines sur le rhizome détermine un rapide accroissement du bois. L'anneau ligneux prend bientôt une largeur double ou triple de celle qu'il avait précédemment, et il se forme des vaisseaux nombreux et de gros calibre.

Si l'on compare entre elles les coupes pratiquées suivant toute l'étendue du rhizome, au moment où les racines sont bien développées et où la tige terminale est avancée dans sa croissance, on constate toujours les mêmes rapports entre l'importance des racines et le degré de différenciation du tissu vasculaire dans les régions correspondantes du rhizome. Le tableau suivant nous donnera la largeur de l'anneau ligneux et le nombre de vaisseaux par file radiale, formés depuis l'apparition des racines dans la région antérieure, fortement enracinée, et dans les régions moyenne et postérieure pourvues de racines rares et peu développées.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	520	10
Moyenne	110	4
Postérieure	200	5

De l'examen de ce tableau on peut conclure, d'une part, que le bois atteint son maximum dans la région voisine de la tige aérienne et fortement enracinée ; d'autre part, que dans la partie médiocrement pourvue de racines réparties d'une manière à peu près uniforme, l'accroissement beaucoup plus lent se poursuit régulièrement des parties les plus âgées aux plus jeunes.

ACHILLEA MILLEFOLIUM.

Morphologie externe. — La base souterraine de l'*Achillea Millefolium* peut donner naissance à plusieurs ramifications.

Elles proviennent de bourgeons situés au niveau d'un important faisceau de racines et croissent horizontalement à une faible profondeur au-dessous de la surface du sol (fig. 30).

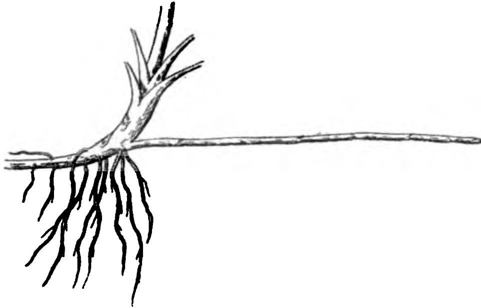


Fig. 30. — *Achillea Millefolium.* — Rhizome en voie de croissance souterraine.

Leur longueur est variable avec la saison et avec le terrain ; certains rhizomes nés au commencement de l'été et donnant une tige aérienne dans le courant de la même saison sont beaucoup plus courts que ceux qui apparaissent à l'arrière-saison.

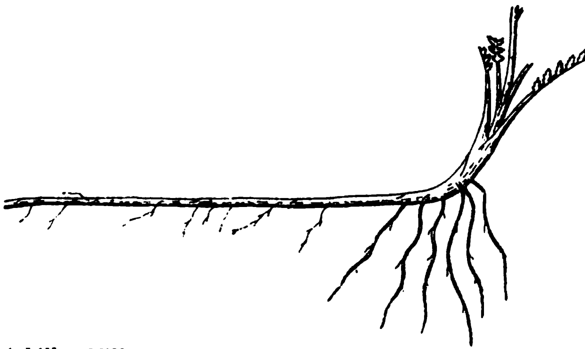


Fig. 31. — *Achillea Millefolium.* — Rhizome terminé par la tige aérienne et muni de racines adventives à la base de celle-ci.

Parvenu au terme de sa croissance souterraine, le rhizome redresse insensiblement son bourgeon terminal qui vient se développer en une rosette de feuilles à la surface du sol. Presque aussitôt les racines apparaissent d'avant en arrière et forment bientôt un faisceau abondant à la base de la rosette, au milieu de laquelle se développera la tige florifère (fig. 31).

Développement anatomique. — Dans le rhizome en voie de croissance, la différenciation du tissu conducteur suit une

marche identique à celle que nous avons observée dans le *Tanacetum vulgare*; il suffira donc ici d'en résumer rapidement l'étude. Le liber se différencie de très bonne heure à la périphérie externe des cordons procambiaux. Ceux-ci multiplient activement leurs éléments, principalement au moyen de cloisons tangentielles qui donnent en dedans du liber des files de cellules alignées radialement. En même temps des cloisonnements de même ordre se produisent dans le tissu conjonctif entre ces faisceaux primitifs, les réunissant ainsi en un anneau continu. Les tubes criblés se différencient rapidement à la partie externe de cet anneau. Les vaisseaux du bois n'apparaissent que plus tard ; ils augmentent en nombre beaucoup plus lentement, et les premiers commencent bientôt à s'atrophier.

En étudiant les parties de plus en plus âgées d'un rhizome qui a terminé sa croissance souterraine, on voit cette structure continuer à s'accroître, le bois augmentant d'une manière beaucoup plus lente que le liber. Dans les parties les plus différenciées on trouve un anneau à peu près continu dans lequel la largeur du liber égale environ celle du bois. Celui-ci comprend en moyenne deux ou trois assises d'éléments entièment lignifiés, parmi lesquels les vaisseaux sont rares et de petit calibre.

Par suite de l'apparition rapide des racines adventives sur le rhizome pendant le développement des premières feuilles aériennes, je n'ai pas pu observer chez l'*Achillea Millefolium* une structure correspondant au moment où le rhizome est terminé par des feuilles aériennes sans posséder de racines. J'ai cependant pu constater, en comparant plusieurs coupes, l'accélération du fonctionnement de l'assise génératrice et l'augmentation du liber à l'extrémité du rhizome voisine des jeunes feuilles, tandis que du côté du bois il se forme rapidement quelques assises de parenchyme ligneux sans vaisseaux.

Au moment où le rhizome est terminé par une rosette de feuilles bien développées et munies de racines adventives, le bois augmente rapidement en largeur et en nombre de vaisseaux. Néanmoins le calibre de ceux-ci est encore relativement réduit (20 μ). Il ne devient beaucoup plus considérable que

lorsque la tige feuillée et florifère se dresse au milieu de la rosette; les vaisseaux ont alors un calibre moyen de 50 μ.

Le tableau suivant montrera le degré d'importance de l'anneau ligneux dans les différentes parties d'un rhizome terminé par la tige complètement développée.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	820	10
Moyenne	450	7
Postérieure	550	8

Les nombres fournis par ce tableau sont tout à fait comparables à ceux que nous avons obtenus pour le *Tanacetum vulgare*, et nous pouvons en tirer des conclusions identiques : le maximum de différenciation se trouve dans la région fortement enracinée et voisine de la tige aérienne ; en arrière l'accroissement est plus lent et se produit des parties les plus âgées aux plus jeunes.

Saponaria officinalis.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes de la Saponaire proviennent du développement de bourgeons situés soit à la base de la tige aérienne, soit en des points divers de l'ancien rhizome. Leur ensemble constitue par conséquent un système très ramifié. Pendant sa croissance, le jeune rhizome est entièrement dépourvu de racines. Celles-ci apparaissent à peu près en même temps que la tige aérienne. Elles sont exclusivement localisées aux nœuds et s'accroissent, suivant la règle générale, beaucoup plus à la base de la tige aérienne en voie de croissance que dans les parties postérieures du rhizome.

Développement anatomique. — Le tissu procambial s'organise très rapidement ici en un anneau continu d'une certaine largeur. Les tubes criblés apparaissent de très bonne heure ; ils se différencient dans les cellules de l'assise moyenne de l'anneau procambial, laissant en dehors d'eux une large zone péricyclique qui comprend en moyenne cinq ou six assises d'éléments (fig. 32). Les tubes criblés forment dès leur apparition un anneau continu, en dedans duquel les cellules se disposent en files radiales par une série de cloisonnements tangentiels.

Un peu plus tard, et çà et là, un vaisseau ligneux se différencie à l'extrémité interne de ces files, sans qu'il soit possible de déterminer la place de faisceaux individualisés. D'autres vaisseaux se différencient latéralement suivant la circonférence amorcée par les premiers (fig. 33).

A la base du bourgeon terminal, on trouve en dedans de

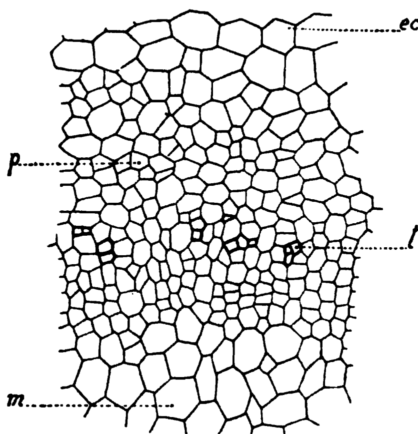


Fig. 32. — *Saponaria officinalis.* — Apparition des premiers tubes criblés dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine ; *ec*, écorce ; *p*, péricycle ; *t*, tubes criblés ; *m*, moelle. G = 250.

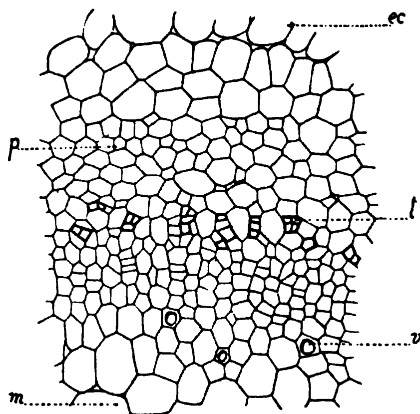


Fig. 33. — *Saponaria officinalis.* — Apparition des premiers vaisseaux ligneux dans le bourgeon terminal d'un rhizome en voie de croissance souterraine : *v*, premiers vaisseaux ligneux ; les autres lettres comme pour la figure 32. G = 250.

l'écorce une zone péricyclique très développée, formée d'éléments non différenciés, puis une ou deux assises libériennes renfermant les premiers tubes criblés en voie de dégénérescence. Au-dessous, de nouveaux tubes criblés constituent un anneau continu. En dedans du liber on remarque cinq ou six assises de cellules alignées radialement, à la partie interne desquelles se trouve çà et là un vaisseau, ou plus rarement deux vaisseaux superposés, tendant à former un anneau continu.

En suivant le développement de cette structure dans un rhizome à peu près parvenu au terme de son accroissement souterrain, on voit le bois augmenter très lentement, sans vaisseaux de gros calibre. Il forme un anneau à peu près continu, sans parenchyme ligneux, les éléments qui séparent les vaisseaux restant cellulosiques. Les premiers vais-

seaux que nous avons vus se différencier ne tardent pas à s'atrophier et à disparaître peu à peu; ils sont remplacés par d'autres vaisseaux qui leur sont superposés et de calibre un peu plus considérable. On trouve ainsi dans les parties les plus âgées et les plus différenciées du rhizome un anneau constitué par des files de deux ou trois vaisseaux superposés,

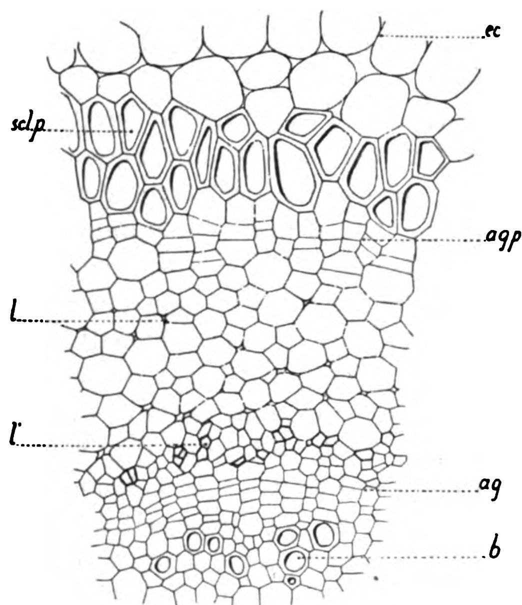


Fig. 34. — *Saponaria officinalis.* — Portion de l'anneau libéro-ligneux et du péricycle à la base du rhizome ayant à peu près terminé sa période de croissance souterraine; *ec*, écorce; *scl. p*, sclérenchyme péricyclique; *ag. p*, assise génératrice subéro-phellodermique; *l*, ancien liber, dont les tubes criblés sont en voie de disparition; *l'*, liber plus récemment formé; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse et méristème secondaire; *b*, bois. G = 250.

au maximum, séparés latéralement par un parenchyme cellulosique (fig. 34).

Le liber s'accroît beaucoup plus rapidement. Les premières assises forment une large zone dans laquelle on distingue encore, çà et là, la trace des tubes criblés atrophiés; ils sont comprimés et écrasés par les éléments conjonctifs qui les environnent et dont le volume s'accroît souvent d'une manière considérable. Il se forme d'une manière continue, à la partie interne, de nouvelles assises de liber dont les éléments en voie de fonctionnement constituent une zone parfaitement reconnaissable.

Dans le péricycle, on voit peu à peu les deux ou trois assises les plus externes agrandir leurs éléments en les étirant un peu dans le sens radial; leurs membranes s'épaississent légèrement, puis se sclérifient. A ce moment des cloisonnements tangentiels apparaissent dans l'assise située immédiatement au-dessous de ces éléments; ils forment une assise génératrice subéro-phellodermique, au-dessus de laquelle seront exfoliées l'écorce et les assises sclérifiées du péricycle.

Les racines adventives apparaissant sur le rhizome de la Saponaire en même temps que se développent les premières feuilles aériennes, je n'ai pu observer sur aucun des échantillons que j'ai étudiés une structure anatomique correspondant au stade si caractérisé dans l'*Artemisia vulgaris*, où les feuilles prennent un développement assez considérable en l'absence de racines. Je mentionnerai donc simplement la recrudescence d'activité de l'assise génératrice, tant du côté du bois que de celui du liber. Le bois présente alors des vaisseaux de gros calibre, double ou triple de celui des vaisseaux formés pendant la période précédente. L'accroissement de l'anneau ligneux se produit d'abord régulièrement des parties les plus anciennes aux plus jeunes, mais il est à remarquer que la sclérification du parenchyme ligneux marche en sens inverse, des parties les plus jeunes aux plus âgées, et qu'elle peut même n'affecter celles-ci que d'une manière très incomplète.

Plus tard, lorsque la tige aérienne est bien développée et que les racines décroissent en nombre et en taille à mesure qu'elles s'en éloignent, on constate, en ce qui concerne le développement du bois dans les différentes parties du rhizome, des différences analogues à celles que nous avons observées dans les espèces précédentes.

Régions.	Largeur de l'anneau ligneux en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	800	15
Moyenne	390	8
Postérieure	320	7

Le maximum de différenciation, correspondant au plus grand développement des racines adventives, se trouve dans

les régions les plus jeunes, au voisinage de la tige aérienne. A mesure que l'on étudie des régions plus éloignées et plus anciennes du rhizome, on voit le bois décroître avec les racines. Il faut ajouter ici le degré de sclérification du parenchyme ligneux : elle affecte toute la largeur de l'anneau dans la région antérieure, la moitié dans la région moyenne, et quelques éléments isolés seulement dans la région postérieure.

Adoxa Moschatellina.

Le jeune rhizome de l'*Adoxa Moschatellina* forme tout d'abord un rameau souterrain très grêle, non pourvu de racines adventives. Parvenu au terme de sa croissance souterraine, son extrémité antérieure se renfle et acquiert un diamètre double de celui de la partie postérieure, sur une longueur de deux centimètres environ. La tige aérienne se développe à l'extrémité de cette partie renflée, sur laquelle apparaît, en même temps, un faisceau unique de racines. D'une manière presque générale, la partie postérieure et filiforme du rhizome se détruit complètement pendant le développement de la tige aérienne.

Je ne reviendrai pas ici sur les détails de la structure du rhizome de l'Adoxa, qui a été étudiée par MM. Van Tieghem (1) et Costantin (2) et plus récemment par M. Novak (3). J'insisterai seulement sur le fait que la destruction des parties situées en arrière des racines peut être considérée comme l'exagération de ce que nous avons vu dans le rhizome de *Lysimachia vulgaris* où cette portion, tout en persistant pendant le développement de la tige aérienne, ne présente pour ainsi dire aucun accroissement.

Si nous considérons le tissu conducteur dans la portion antérieure du rhizome, nous constaterons, avant le développement de la tige aérienne et celui des racines, une grande importance du liber par rapport au bois qui est très réduit. Celui-ci prend

(1) Van Tieghem, *Anatomie de la Moschatelline*, *loc. cit.*

(2) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones*, *loc. cit.*

(3) Novak, *Beiträge zur Morphologie und Anatomie von Adoxa Moschatellina.* Prague, 1902. (Bot. Centralblatt. B^d^ XC, N° 20, p. 545.)

ultérieurement un développement plus considérable dans la partie comprise entre le faisceau de racines et la tige aérienne.

II. — Rhizomes sur lesquels les racines adventives naissent pendant la croissance souterraine.

Lycopus europæus.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes naissent au nombre de un ou deux sur la base souterraine de la tige aérienne, généralement un peu au-dessous du point où les

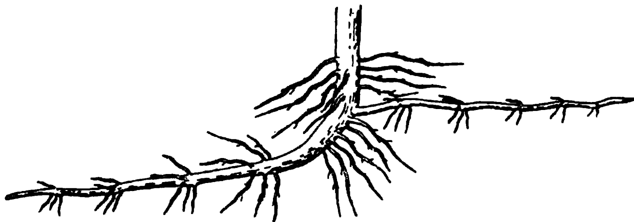


Fig. 35. — *Lycopus europæus.* — A droite, rhizome en voie de croissance horizontale, muni de racines adventives à chaque nœud ; à gauche, rhizome ayant donné la tige aérienne.

racines adventives présentent leur maximum de développement. Pendant leur croissance souterraine et horizontale, des racines adventives se développent régulièrement à chaque nœud (fig. 35); elles y sont exclusivement localisées et aucune n'apparaît sur les entre-nœuds. Au moment de donner la tige aérienne, le bourgeon terminal se redresse peu à peu pour sortir du sol. Pendant le développement de la tige, les racines prennent un accroissement considérable à la base de celle-ci, accroissement qui diminue à mesure que l'on s'en s'éloigne; il en est de même pour le diamètre du rhizome. Le *Lycopus europæus* est, parmi les espèces que j'ai étudiées, celle sur laquelle cette direction de l'accroissement se manifeste de la façon la plus frappante.

Développement anatomique. — Le tissu procambial forme ici au début quatre faisceaux principaux, entre lesquels s'organise une zone semblable qui les réunit en un anneau continu dans lequel se différencient des faisceaux de second

ordre. Les tubes criblés apparaissent toujours les premiers dans la seconde assise du procambium, laissant à l'extérieur une assise péricyclique. En même temps se forment les cloisons tangentielles et les files radiales de cellules. Les deux premiers vaisseaux se superposent suivant la file médiane; puis d'autres vaisseaux se différencient à la hauteur du dernier et dans des files parallèles, symétriquement séparées de la file médiane par une ou deux files non différenciées; à ce moment on trouve encore quelques faisceaux d'ordre secondaire dans lesquels le liber seul est différencié.

A la base du bourgeon terminal, les quatre faisceaux principaux sont assez bien développés. En dedans de l'assise péricyclique, le liber forme d'abord une zone comprenant cinq ou six assises dans lesquelles les premiers tubes criblés sont en voie de disparition; puis vient une seconde zone d'une largeur à peu près équivalente, dans laquelle les tubes criblés sont très nombreux. La zone d'éléments non différenciés ne comprend que deux ou trois assises, et vers l'intérieur le bois est constitué par sept ou huit files de deux à quatre vaisseaux dans un parenchyme non lignifié. Les faisceaux formés postérieurement présentent tous un liber bien développé et un degré de différenciation variable des vaisseaux du bois.

Cette structure s'accroît régulièrement; elle est constituée de la manière suivante à la base d'un rhizome ayant terminé sa croissance souterraine : le bois et le liber forment un anneau continu dans lequel les quatre faisceaux primitifs restent parfaitement distincts. Le bois présente dans ces faisceaux une largeur double de celle du liber; cette largeur est égale à celle du liber entre les faisceaux. Il est formé par des vaisseaux de calibre moyen réunis par un parenchyme entièrement sclérifié. On observe également dans chaque faisceau la sclérification des parties anciennes du liber et celle de la région correspondante du péricycle. Au-dessus, l'endoderme lignifie les parois radiales de ses cellules.

Au moment de l'apparition des premières feuilles, il se produit un accroissement rapide du système conducteur dans toute l'étendue du rhizome.

Lorsque la tige aérienne a pris un certain développement et que les racines s'accroissent d'avant en arrière sur le rhizome, le bois présente une structure et un degré de développement différents : il s'accroît beaucoup plus rapidement, ses vaisseaux sont plus nombreux et de calibre beaucoup plus considérable. Cet accroissement se poursuit d'avant en arrière ; il est rigoureusement proportionné, pour une région donnée, au degré d'importance des racines correspondantes. Le tableau suivant nous donnera une idée de ces différences de développement. Les mesures sont prises dans les faisceaux principaux.

Régions.	Largeur du bois en μ.	Nombre de vaisseaux suivant une file radiale.
Antérieure	300	6
Moyenne	110	2
Postérieure	0	0

On voit ainsi que, dans les régions les plus éloignées de la tige aérienne, il ne s'est produit aucune nouvelle formation pendant le développement de celle-ci.

TEUCRIUM SCORODONIA.

Morphologie externe. — Les jeunes rhizomes se forment en des points différents, soit à la base de la tige aérienne, soit en des parties plus ou moins éloignées du rhizome précédent. Dans ce second cas, les premiers se développent au voisinage de la tige aérienne et les suivants s'en éloignent de plus en plus. Ils sont pourvus de racines adventives sur toute leur longueur. Lors de la croissance de la tige aérienne, celles qui sont voisines de sa base augmentent en nombre et en volume ; les autres restent stationnaires et peuvent même s'atrophier.

En outre un même rhizome peut produire d'autres tiges aériennes que celle qui le prolonge directement. Les bourgeons axillaires des nœuds situés sur le rhizome peuvent se développer et donner des ramifications qui, au lieu de rester souterraines, forment immédiatement des tiges aériennes. Comme nous l'avons vu plus haut pour les ramifications souterraines, elles naissent progressivement

d'avant en arrière, s'éloignant de plus en plus de la tige terminale. Dans ce cas, les racines s'accroissent à la base de chacune de ces tiges.

Développement anatomique. — Le développement souterrain d'un jeune rhizome du *Teucrium Scorodonia* suit une marche identique à celle que nous avons observée pour le *Lycopus europæus*. Au début de la croissance de la tige aérienne, on remarque d'une manière plus nette l'accélération du fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse. Le liber augmente très rapidement, ainsi que le bois dans lequel la formation des éléments est en avance de deux ou trois assises sur leur différenciation.

Lorsque le rhizome donne une seule tige terminale, les modifications observées dans sa structure sont identiques à celles du *Lycopus*, avec cette différence que seule la région située au voisinage des racines les plus développées prend un accroissement beaucoup plus considérable. Les régions moyenne et postérieure s'accroissent dans de moindres proportions, mais leurs différences sont loin d'être aussi accentuées que dans l'espèce précédente.

Dans le cas où de nouvelles tiges aériennes se développent d'avant en arrière sur le rhizome, chaque fois qu'il en apparaît une à un nœud, de nouvelles formations ligneuses se produisent dans l'entre-nœud qui lui fait suite et dont les racines augmentent en nombre et en volume.

On pourrait ajouter à ces deux plantes de la famille des Labiées la *Mentha rotundifolia* et la plupart des Labiées à rhizomes définis, dont le développement est analogue à celui des rhizomes que nous venons d'étudier.

Urtica dioica.

Morphologie externe. — Le rhizome de l'Ortie se comporte de la même manière que celui du *Teucrium Scorodonia*. Il peut provenir comme lui d'un bourgeon situé soit à la base de la tige aérienne, soit en des points de plus en plus éloignés sur le rhizome précédent. De même, outre la tige aérienne terminale, les ramifications successives du rhizome peuvent

donner immédiatement des tiges aériennes qui se produisent progressivement d'avant en arrière, la plus jeune étant toujours la plus éloignée de la tige terminale. Pendant la période de croissance souterraine, les racines sont exclusive-

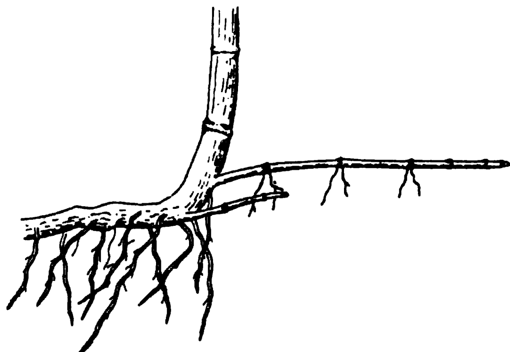


Fig. 36. — *Urtica dioica.* — A droite, rhizome en voie de croissance souterraine; à gauche, rhizome précédent, terminé par la tige aérienne.

ment localisées aux nœuds (fig. 36); pendant le développement de la tige aérienne, il peut s'en former sur toute l'étendue du rhizome. Suivant la règle générale, elles présentent leur maximum au voisinage de la base des tiges aériennes.

Développement anatomique. — La différenciation des tissus dans le bourgeon terminal de la tige aérienne de l'Ortie a été décrite par M. Gravis (1) au point de vue de la localisation des cordons procambiaux et de leurs relations avec les feuilles rudimentaires du bourgeon. Ses observations s'appliquent aussi bien au bourgeon terminal du rhizome qu'à celui de la tige aérienne, et les figures de son mémoire sont identiques à celles qui pourraient être données ici. Il y a lieu toutefois de faire cette réserve que la différenciation des vaisseaux ligneux est sensiblement plus tardive dans le rhizome que dans la tige aérienne, bien qu'ici ce retard soit moindre que celui que l'on observe dans les rhizomes qui achèvent leur croissance souterraine avant d'avoir émis aucune racine adventive.

Dans le premier entre-nœud après le bourgeon on trouve six ou huit faisceaux principaux. Le liber laisse en dehors

(1) Gravis, *Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'Urtica dioica* L. Bruxelles, 1885.

une seule assise péricyclique ; il présente deux parties : à l'extérieur, les tubes criblés sont en voie de disparition entre les éléments conjonctifs agrandis ; à l'intérieur se trouvent les tubes plus récemment formés et en voie de fonctionnement. Le liber est séparé du bois par deux ou trois assises non différenciées. A la base du bois, on remarque les premiers vaisseaux de très petit calibre en voie de dégénérescence. Les vaisseaux formés postérieurement sont de calibre un peu plus considérable.

Dans les parties les plus âgées du rhizome, cette structure s'est accrue assez lentement. La zone active du liber continue à se déplacer vers le centre, et quelques fibres se sont différenciées dans la portion du péricycle correspondante à chaque faisceau, ainsi que dans les éléments conjonctifs du liber le plus ancien. Le bois présente de quatre à six vaisseaux dans chaque faisceau ; il est réuni à celui des faisceaux voisins par des arcs scléreux d'origine secondaire. Une assise génératrice subéro-phellodermique s'est établie dans les parties profondes de l'écorce.

Étudions maintenant les modifications qui se produisent pendant le développement de la tige aérienne. Comme pour le *Teucrium*, deux cas se présentent, suivant que le rhizome donne une seule tige terminale ou plusieurs tiges latérales. Dans le premier cas, les racines atteignent leur maximum de développement à la partie antérieure du rhizome ; dans le second, il s'en trouve un fort paquet à la base de chacune des tiges.

Un rhizome ayant donné une seule tige terminale possèdera, par exemple, des faisceaux dans lesquels le bois mesurera 1 millimètre 400 μ, avec 19 ou 20 vaisseaux, au voisinage de la tige aérienne et du maximum de racines. Dans la partie postérieure, l'accroissement sera moindre et à peu près uniforme ; la largeur des faisceaux sera de 1 millimètre en moyenne avec une douzaine de vaisseaux.

Lorsque le rhizome donne plusieurs tiges latérales, toutes ses régions subissent un accroissement sensiblement uniforme.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE III

Les différents rhizomes étudiés dans ce chapitre présentent un certain nombre de caractères communs.

1° *Pendant la période de croissance souterraine* on remarque: la précocité et l'importance relative du liber, l'apparition tardive et la lente différenciation du bois ainsi que le calibre réduit de ses vaisseaux.

2° *Pendant le développement de la tige aérienne :* la recrudescence d'activité de l'assise génératrice et la rapide augmentation du liber au début ; le développement ultérieur considérable du bois et l'augmentation du nombre et du calibre de ses vaisseaux ; les différences que présente ce développement suivant les régions du rhizome : il atteint son maximum entre le point où les racines adventives sont le plus abondantes et la base de la tige aérienne, et décroît en s'éloignant de cette région.

Chez les rhizomes qui possèdent des racines adventives pendant leur croissance souterraine, les caractères de la première période et du début de la seconde sont moins accentués que chez ceux qui ne portent de racines qu'après le développement des premières feuilles aériennes.

CONCLUSIONS

Au début de ce travail, j'ai posé dans les termes suivants la question que je me proposais d'étudier : quelle est l'influence de la tige aérienne terminale sur la structure qu'acquiert le rhizome pendant sa croissance souterraine?

D'une manière générale, nous avons observé, *pendant la période de croissance souterraine*, la précocité, la rapide augmentation et l'importance du liber par rapport au bois. Ce dernier tissu est caractérisé par son apparition tardive, la lente différenciation de ses éléments et le calibre réduit de ses vais-

seaux. Si le rhizome possède des racines adventives pendant cette période, ces caractères sont atténués en ce qui concerne la lente et imparfaite différenciation du bois.

Pendant le développement des premières feuilles aériennes, l'assise génératrice active son fonctionnement et augmente rapidement l'importance du liber. Si le rhizome ne possède pas encore de racines, la différenciation du bois, ou tout au moins de ses vaisseaux, est très imparfaite.

Pendant le développement de la tige aérienne et celui des racines, le bois augmente rapidement dans le rhizome ; les caractères qu'il acquiert à ce moment (gros calibre des vaisseaux et sclérification plus complète) sont beaucoup plus voisins de ceux du bois de la tige aérienne que de ceux qu'il avait acquis pendant la période de croissance souterraine. Son maximum correspond à la région comprise entre le point où les racines sont le plus développées et la tige aérienne. Ce développement décroît à mesure que l'on s'éloigne de la tige aérienne; il y a une relation constante entre le degré de différenciation du rhizome et le degré de développement des racines.

Pendant la période de croissance souterraine, le rhizome est entièrement maintenu à l'obscurité, incapable d'assimiler par lui-même; il vit pour ainsi dire en parasite sur la tige dont il est issu et qui doit lui fournir non seulement les éléments nécessaires à la constitution de ses tissus, mais encore ceux qui sont destinés à y être accumulés sous forme de réserves. D'autre part, son pouvoir de transpiration se trouve extrêmement réduit. L'importance du liber, conducteur de matières élaborées, la réduction du bois, conducteur de la sève brute, sont en concordance avec ces conditions particulières de nutrition.

De même, la rapide augmentation du liber à l'apparition des premières feuilles coïncide avec la nécessité d'apporter les éléments nutritifs de réserve du rhizome au bourgeon terminal où se fait à ce moment une dépense considérable d'énergie.

Lorsque le rhizome est terminé par la tige aérienne, il doit être considéré comme en formant véritablement la base. Cette tige présente généralement une surface considérable d'assimilation et de transpiration, provoquant une ascension corré-

lative de sève brute. Cette sève est puisée dans le sol par les racines adventives du rhizome qu'elle doit parcourir pour se rendre dans la tige aérienne, nécessité qui entraîne l'accroissement du système vasculaire. On comprend dès lors le rapport étroit qui lie le degré de développement du bois à celui des racines. Le développement rétrograde de celles-ci peut être rapproché d'une part de la nécessité de s'accroître principalement dans les régions les plus voisines de la tige aérienne, d'autre part de ce fait que les matières nutritives sont maintenant fournies par la tige terminale et se propagent dans le rhizome d'avant en arrière.

De cet ensemble de considérations ressort la grande part d'influence qui revient aux conditions de nutrition en ce qui concerne certains caractères de la structure des rhizomes. Un même rhizome, en effet, les conditions de milieu restant identiques, peut présenter dans son système conducteur des différences aussi grandes entre deux périodes de son évolution annuelle qu'il en existe entre certains stades de ce rhizome et la tige aérienne ; toutes ces différences sont visiblement dues à des conditions différentes de nutrition.

Les modifications que présente un même rhizome dans le cours de son développement sont de même ordre que celles que M. Molliard (1) a provoquées expérimentalement en faisant développer des tiges de Radis à la lumière, en présence de substances organiques et en supprimant l'assimilation chlorophyllienne ; dans ces conditions, les matériaux nutritifs cheminent de la racine vers la tige, et celle-ci acquiert les caractères d'un rhizome en voie de formation.

(1) Molliard, *Structure des végétaux à la lumière, sans gaz carbonique, en présence de matières organiques* (C. R. de l'Acad. des Sc., 2 janvier 1906).

REMARQUES SUR LA FLEUR FEMELLE

DES

CHARMES, DES AUNES ET DES PACANIERS

Par Ph. van TIEGHEM

L'organisation de la fleur femelle des Charmes, dans la famille des Corylacées, des Aunes, dans la famille des Bétulacées, et des Pacaniers, dans la famille des Juglandacées, offre encore aujourd'hui plusieurs points obcurs, sur lesquels la présente Note essaie de faire quelque lumière.

I

SUR LA FLEUR FEMELLE DES CARPINÉES

Parmi les nombreuses différences bien connues qui séparent les Coudriers (*Corylus*) des Charmes (*Carpinus*) et qui font de ces deux genres les types de deux tribus très distinctes, les Corylées et les Carpinées, dans la famille des Corylacées, il en est une qui intéresse l'organisation de la fleur femelle.

Dans l'un et l'autre genre, les fleurs femelles sont, comme on sait, disposées par deux côte à côte à l'aisselle de chacune des bractées de l'épi, sessiles, formant ensemble un capitule triflore dont la fleur médiane a avorté et ayant chacune, sur son flanc externe, sa bractée mère propre.

Dans l'un et l'autre genre aussi, le calice a quatre sépales en deux paires croisées et le pistil deux carpelles superposés

aux deux sépales externes, clos et concrescents entre eux en un ovaire biloculaire à loges uniovulées, concrescents également avec les sépales dans presque toute leur longueur, ce qui rend l'ovaire infère. Mais tandis que, chez les Coudriers, les deux sépales externes et les deux carpelles superposés sont médians ou antéro-postérieurs par rapport à la bractée mère propre, ils sont latéraux chez les Charmes, différence signalée par Dœll dès l'année 1848 (1), mais demeurée jusqu'à présent inexpliquée.

Ce défaut d'explication vient de ce que l'on admet, avec Eichler (2), que, dans l'un comme dans l'autre genre, le pédicelle de la fleur femelle forme d'abord à sa base, au-dessus de la bractée mère, deux bractées propres latérales.

Dans les Coudriers, ces deux bractées propres, jointes ensemble bord à bord, composent plus tard, en s'accroissant autour du fruit, l'involucre, auquel on donne improprement le nom de « cupule ». Dans les Charmes, elles formeraient de même plus tard, mais en s'unissant à la bractée mère, les deux lobes latéraux de la pièce trilobée située sous le fruit et à laquelle on donne, tout aussi improprement, le même nom. C'est là précisément que gît l'erreur qui, tant qu'elle ne sera pas corrigée, rendra impossible toute explication de la différence d'orientation constatée dans le pistil.

Dans les Coudriers, il est bien vrai que la fleur femelle commence par deux bractées propres latérales, d'où résulte nécessairement que la première paire de sépales et les deux carpelles superposés, devant se placer en croix avec elles, sont antéro-postérieurs ou médians. Il n'en saurait être autrement. Dans les Charmes, au contraire, la fleur femelle est dépourvue de bractées propres, d'où résulte nécessairement que la première paire de sépales et les deux carpelles superposés sont latéraux. Il n'en saurait non plus être autrement. La pièce trilobée, située sur le flanc externe de chacune des deux fleurs femelles, et qui plus tard s'accroît à la base de chacun des deux fruits, est ici purement et simplement la bractée mère

(1) Dœll, *Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen*, p. 15, 1848.

(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 17 et 19, 1878. — Voy. aussi : Prantl dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 1, p. 40, 1889.

de la fleur. Les deux lobes latéraux lui appartiennent en propre et, avec le lobe médian, forment une feuille unique. Il n'y a donc pas ici et il ne saurait y avoir d'involucre, comme chez les Coudriers.

La différence réelle entre la fleur femelle des Coudriers et celle des Charmes, en général entre la fleur femelle des Corylées et celle des Carpinées, consiste donc dans la présence de deux bractées propres dans la première et leur absence dans la seconde. Médiane dans le premier genre, latérale dans le second, l'orientation du pistil en découle nécessairement et par là se trouve expliquée dans les deux cas. Cette différence dans la fleur en entraîne une autre dans le fruit, qui est entouré à sa base par un involucre propre, avec bractée mère avortée, chez les Coudriers, par la bractée mère très développée, au contraire, sans involucre, chez les Charmes.

Cette remarque offre une autre sorte d'intérêt. Dans les deux genres, les fleurs mâles sont, comme on sait, solitaires et nues à l'aisselle des bractées de l'épi. Mais tandis que, chez les Coudriers, la fleur mâle a deux bractées propres latérales, chez les Charmes, elle en est dépourvue. La similitude, ou mieux l'homologie, qui existe, sous ce rapport, entre la fleur femelle et la fleur mâle chez les Coudriers, faisait jusqu'à présent défaut chez les Charmes. La voici maintenant rétablie.

On ne peut terminer cette petite Note sans faire remarquer que plusieurs botanistes, et parmi les plus éminents, comme Decaisne (1) et Baillon (2), n'ont pas même aperçu la différence, pourtant déjà bien connue de leur temps, qui existe entre les Coudriers et les Charmes dans l'orientation du pistil par rapport à la bractée mère de la fleur femelle ; la question qu'on a ici essayé de résoudre leur a donc échappé. N'ayant pas non plus constaté l'existence des deux bractées propres latérales dans la fleur femelle des Coudriers, ils n'ont pas pu faire l'erreur de les admettre aussi dans la fleur femelle des Charmes. Pour eux, la pièce qui entoure la base du fruit, la « cupule », est donc formée dans les deux genres tout simplement par la

(1) Decaisne, *Traité général de Botanique*, p. 527, 1868.

(2) Baillon, *Traité du développement de la fleur et du fruit*, p. 62, pl. VI, 1873, et *Histoire des plantes*, VI, p. 222, 1877.

bractée mère accrescente, ce qui est vrai, comme on l'a vu, pour les Charmes, mais faux pour les Coudriers. Chez eux, comme chez Eichler et ses adhérents, mais en sens inverse, la préoccupation de trouver des ressemblances entre les deux genres, plutôt que de rechercher des différences, a conduit à l'erreur.

II

SUR LA FLEUR FEMELLE DES AUNES

Dans les Bouleaux (*Betula*) et les Aunes (*Alnus*), qui composent la famille des Bétulacées, les fleurs mâles et les fleurs femelles sont, comme on sait, groupées par trois côte à côte à l'aisselle de chaque bractée mère de l'épi, sessiles et formant ensemble un capitule triflore.

Dans les Bouleaux, les fleurs latérales de la triàde n'ont chacune, sur leur flanc externe, que leur bractée mère spéciale; elles sont dépourvues de bractées propres. Aussi chaque fleur femelle, qu'elle soit latérale ou médiane, puisqu'elle n'a pas de périanthe, dispose-t-elle transversalement les deux carpelles concrescents, fermés et uniovulés, qui constituent son pistil. Il n'y a donc ici aucune difficulté.

Il en va tout autrement chez les Aunes. Ici, les fleurs latérales de la triade ont chacune, sur leur flanc externe, deux bractées côte à côte. Dans la triade femelle, où, comme on sait, la fleur médiane avorte constamment, chaque fleur latérale, dépourvue aussi de périanthe, a néanmoins son pistil disposé transversalement, comme chez les Bouleaux. Cette disposition transversale suffit à démontrer que chaque paire de bractées latérales appartient à une seule et même feuille, c'est-à-dire à la bractée mère spéciale, dont elles sont les deux stipules, entre lesquelles le limbe a avorté. Ceci admis, en effet, elle s'explique naturellement, tout comme chez le Bouleau.

Elle demeure, au contraire, sans explication possible, si l'on admet avec Eichler (1) et la plupart des botanistes qui ontsuivi,

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 13, fig. 5, 1878. — Voy. aussi Prantl dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 1, p. 39 et 40, 1889.

que les deux bractées de chaque paire latérale sont deux feuilles distinctes, ayant même une valeur morphologique très différente, l'externe étant la bractée mère spéciale tout entière, l'autre, plus rapprochée de la bractée mère générale, étant une bractée propre de la fleur, la seconde bractée propre située vis-à-vis ayant avorté. S'il en était ainsi, si la fleur femelle commençait par deux bractées propres, comme dans les Coudriers, le pistil serait nécessairement orienté longitudinalement, comme dans ces plantes.

De ce qui précède, il faut conclure que, dans les Aunes comme dans les Bouleaux, les fleurs latérales de chaque triade, mâle ou femelle, sont dépourvues de bractées propres et n'ont, sur leur flanc externe, que leur bractée mère spéciale, d'où résulte nécessairement, en l'absence de tout périanthe, la transversalité du pistil. La différence entre les deux genres se réduit à ceci, que, dans les Bouleaux, la bractée mère spéciale développe son limbe, sans former ses stipules, tandis que, dans les Aunes, elle développe ses deux stipules, sans former son limbe.

III

SUR LA FLEUR FEMELLE DES SCORIÉES

Une différence d'orientation du pistil par rapport à la bractée mère, pareille à celle qui existe entre les Coudriers et les Charmes chez les Corylacées, et tout aussi inexpliquée jusqu'à présent, se retrouve, comme on sait, dans la fleur femelle des Juglandacées, entre les Noyers (*Juglans*), les Engelhardties (*Engelhardtia*), l'Oréomunnée (*Oreomunnea*) et les Ptérocaryers (*Pterocarya*) d'une part, où le pistil a ses deux carpelles médians, et les Pacaniers (*Scoria*) avec le Platycaryer (*Platycarya*) d'autre part, où le pistil a ses deux carpelles latéraux.

Chez toutes ces plantes, la fleur femelle porte à sa base deux bractées latérales. Dans la première série de genres, en particulier dans les Noyers, elles sont suivies d'un périanthe formé de quatre sépales en deux paires croisées, et d'un pistil dont les deux carpelles, concrescents avec les sépales jusqu'à la base du

style, ce qui rend l'ovaire infère, sont antéro-postérieurs, comme il convient, suivant la règle d'alternance. Dans les Pacaniers, le périanthe n'a que deux sépales, qui sont médians et dont le postérieur seul se développe, l'antérieur avortant. Les deux carpelles qui suivent doivent donc se placer latéralement en rendant le pistil transversal, et c'est, en effet, ce qui a lieu. La difficulté ne se montre que si l'on suppose arbitrairement, avec Eichler et les auteurs qui ont suivi (1), que, dans ce genre comme dans les précédents, le calice est formé typiquement de quatre sépales, dont les deux latéraux avortent constamment. Elle disparaît si l'on s'en tient à la réalité. Il en est de même dans le Platycaryer, avec cette différence qu'ici le sépale postérieur avorte aussi, de telle sorte que l'existence typique d'un calice dimère médian n'y est attestée que par l'orientation transverse du pistil.

De cette remarque il résulte que, suivant que le calice de la fleur femelle y est tétramère, ce qui rend le pistil médian, ou dimère, ce qui le rend transversal, les six genres qui composent la famille des Juglandacées peuvent être groupés en deux tribus : les Juglandées (*Juglans*, *Engelhardtia*, *Oreomunnea* et *Pterocarya*) et les Scoriées (*Scoria* et *Platycarya*). La première a, en outre, dans la fleur mâle, un calice tétramère, qui manque à la seconde.

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, II, p. 35, 1878. — Voir aussi : Engler dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 1, p. 19, 1889.

SUR LA DISSYMÉTRIE DES FEUILLES DISTIQUES

Par Ph. van TIEGHEM

Qu'il y ait souvent une relation entre la forme des feuilles et leur disposition sur la tige quand elle est distique, c'est ce qui ne paraît pas avoir été suffisamment remarqué jusqu'à présent, et ce qu'on voudrait montrer ici, à l'aide de quelques exemples.

1. *Dissymétrie dans la gaine.* — Rappelons d'abord que, chez toutes les Graminées, où les feuilles sont distiques, comme on sait, la gaine foliaire est plus large à sa base dans une de ses moitiés, qui recouvre l'autre, et que si, dans une feuille, c'est le bord droit qui recouvre, dans la suivante, c'est le bord gauche, de sorte que, dans la pousse, tous les bords recouvrants sont du même côté, tous les bords recouverts de l'autre.

De cette dissymétrie basilaire alternative des feuilles, il résulte qu'une pousse quelconque n'est symétrique que par rapport à un seul plan longitudinal, qui est perpendiculaire au plan médian commun de ses deux rangées de feuilles ; en un mot, elle est bilatérale. Dans les pousses secondaires, tertiaires, etc., issues successivement de la pousse primaire, si la divergence de passage est chaque fois de 180 degrés, c'est-à-dire si le distique est et se maintient longitudinal, les plans de symétrie des pousses successives coïncident et la plante tout entière, considérée dans son ensemble, n'a qu'un seul plan de symétrie. C'est le cas de beaucoup le plus rare, que l'on observe notamment dans les Ivraies (*Lolium*). Le plus souvent, la divergence de passage est chaque fois de 90 degrés, c'est-à-dire que le

distique est et se maintient transversal. Alors, les plans de symétrie de deux pousses successives sont perpendiculaires l'un à l'autre.

Chez ces plantes, c'est donc dans la gaine, et dans la gaine seulement, que s'accuse directement la dissymétrie de la feuille; mais elle peut aussi s'y manifester indirectement par la disposition des bourgeons axillaires. Quand il se fait un bourgeon surnuméraire à côté du bourgeon normal, qui occupe le milieu de l'aisselle, ce bourgeon est situé, en effet, alternativement à droite et à gauche du bourgeon normal dans les feuilles successives. Et cela permet de reconnaître encore la dissymétrie dans des feuilles qui sont complètement avortées, comme sont, dans l'inflorescence, toutes les bractées mères des rameaux terminés par les épillets. Dans la Deschampsie flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), la Houque molle (*Holcus mollis*), etc., par exemple, à côté de chaque branche primaire de la panicule, il s'en forme une autre plus courte, située alternativement à droite et gauche, accusant ainsi la dissymétrie alternative de la bractée mère avortée.

2. *Dissymétrie dans le limbe.* — Comme second exemple, considérons les Rhaptopétalacées : Oubanguier (*Oubanguia*), Scytopétale (*Scytopetalum*), Brazzeier (*Brazzeia*) et Rhaptopétale (*Rhaptopetalum*), étudiées en détail dans un travail récent, inséré dans ce Recueil (1).

Les feuilles y sont isolées distiques, pétiolées, mais sans gaine, ni stipules, et c'est ici dans le limbe que s'exprime leur dissymétrie. Les deux moitiés en sont, en effet, inégales à la base, l'une plus large, descendant plus bas sur le pétiole, l'autre plus étroite, et si sur une feuille c'est la moitié droite qui est la plus large, sur la feuille suivante c'est la moitié gauche, de sorte que toutes les moitiés larges sont du même côté de la tige, toutes les moitiés étroites de l'autre, et que par conséquent la pousse tout entière n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun des deux séries de feuilles : en un mot, elle est bilatérale.

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Rhaptopétalacées* (Ann. des Scienc. nat., Bot., 9e série, I, p. 321, 1905).

A cette dissymétrie dans la forme s'ajoute ici une dissymétrie dans l'insertion. Chaque feuille est, en effet, comme il a été expliqué en son lieu, décurrente sur la tige, mais d'un côté seulement, alternativement à droite et à gauche, toujours du côté où le limbe a sa moitié la plus étroite. Il en résulte que le rameau offre deux côtes saillantes, rapprochées du même côté, renfermant chacune une méristèle corticale; de sorte qu'il n'est lui-même, dans sa forme et dans sa structure, symétrique que par rapport à un seul plan, perpendiculaire au plan médian commun des deux séries de feuilles; en un mot, comme l'ensemble de la pousse, il est lui-même bilatéral.

3. *Dissymétrie à la fois dans les stipules et dans le limbe.* — Chez les Ulmacées: Orme (*Ulmus*), Planère (*Planera*), Micocoulier (*Celtis*), Trème (*Trema*), etc., où les feuilles sont toujours, comme on sait, isolées distiques, et qui seront notre troisième exemple, la dissymétrie de la feuille est beaucoup plus marquée que dans les deux cas précédents, parce qu'elle s'exprime à la fois dans la région basilaire, comme chez les Graminées, et dans la région terminale, comme chez les Rhaptopétalacées. Considérons notamment les Ormes et en particulier l'O. champêtre (*U. campestris*).

Les feuilles, qui sont pétiolées, y sont munies de stipules caduques. Leurs deux séries sont plus rapprochées d'un côté de la tige (petit côté) que de l'autre (grand côté), tandis que les bourgeons axillaires, déviés tous du grand côté, ont leurs deux séries exactement opposées. Il en résulte déjà que, dans sa conformation externe, la tige n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses bourgeons axillaires, qu'elle est, en un mot, bilatérale.

La feuille a ses deux stipules très inégales, la plus large et la plus longue située du grand côté, c'est-à-dire du côté du bourgeon. Son limbe a aussi ses deux moitiés très inégales à la base, la plus large descendant sur le pétiole plus bas que la plus étroite; il y a jusqu'à 4 et 5 millimètres de distance sur le pétiole entre les bases de ces deux moitiés. Contrairement à ce qu'on pourrait supposer, la moitié la plus large du limbe correspond à la stipule la plus petite, c'est-à-dire au petit côté de la tige. La feuille est donc ici nettement dissymétrique, à la

fois dans sa partie basilaire, dans ses stipules, et dans sa partie terminale, dans son limbe, mais la dissymétrie s'y exprime en sens inverse dans ses deux parties. D'une feuille à l'autre change aussi le sens de la dissymétrie dans chacune de ces deux parties, de manière que les petites stipules et les grandes moitiés du limbe sont toutes du même côté de la tige, savoir de son petit côté, les grandes stipules et les petites moitiés du limbe toutes de l'autre côté, savoir de son grand côté, c'est-à-dire du côté des bourgeons axillaires. Plus encore que le rameau seul, comme il a été dit plus haut, la pousse tout entière, c'est-à-dire l'ensemble du rameau et de ses feuilles, n'a donc qu'un seul plan de symétrie, qui est le plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses bourgeons axillaires.

Si l'on considère maintenant le bourgeon axillaire, on voit qu'il commence par des écailles en distique transversal, dont la première et la plus courte est toujours située vers la petite stipule, c'est-à-dire du petit côté de la tige, et alterne par conséquent d'un bourgeon au suivant. Ce bourgeon n'est symétrique que par rapport au plan longitudinal perpendiculaire au plan médian commun de ses écailles basilaires, et ce plan de symétrie coïncide avec le plan médian commun des bourgeons de la pousse précédente, lequel est, comme il vient d'être dit, perpendiculaire au plan de symétrie de cette pousse. Les plans de symétrie des pousses successives sont donc rectangulaires.

Les mêmes dispositions se retrouvent dans les Tiliacées à feuilles distiques, notamment les Tilleuls (*Tilia*) et, en particulier, le T. argenté (*T. argentea*). La différence de largeur des stipules y est encore très frappante sur les cicatrices qu'elles laissent après leur chute. Le limbe palminerve a ses deux moitiés inégales à la base, l'une plus large trinerve, l'autre plus étroite binerve, et c'est aussi, comme dans les Ulmacées, la moitié la plus large qui correspond à la stipule la plus étroite.

La dissymétrie de la feuille est plus connue, parce qu'elle est d'ordinaire plus accusée dans le limbe, chez les Bégoniacées, notamment les Bégonies (*Begonia*), qui ont aussi les feuilles isolées distiques. Ici encore, c'est alternativement la moitié

droite et la moitié gauche du limbe qui est la plus large, de sorte que toutes les grandes moitiés sont du même côté de la tige, toutes les petites de l'autre, et que, dans son ensemble, la pousse est bilatérale.

Les deux stipules sont ici, il est vrai, de même grandeur; mais pourtant l'une, alternativement celle de droite et celle de gauche, recouvre l'autre dans le bourgeon et, comme dans les deux exemples précédents, c'est la recouvrante, donc la plus développée, qui correspond à la petite moitié du limbe, à celle qui est enveloppée par l'autre dans le jeune âge. Encore ici, la dissymétrie s'exprime en sens inverse à la base de la feuille et à son sommet.

Elle se manifeste, au contraire, dans le même sens suivant toute la longueur de la feuille, dans une seconde catégorie de plantes à feuilles stipulées, dont voici quelques exemples.

Les Castanéacées à feuilles distiques, par exemple, notamment les Hêtres (*Fagus*) et les Châtaigniers (*Castanea*), ont aussi leurs deux séries de feuilles rapprochées d'un même côté du rameau, tandis que les deux séries de bourgeons axillaires sont restées en place, diamétralement opposées. Le limbe de la feuille y a aussi l'une de ses moitiés, alternativement la droite et la gauche, plus large à la base et descendant plus bas sur le pétiole, de telle sorte que toutes les moitiés larges sont situées du grand côté de la tige, toutes les moitiés étroites du petit côté. Les deux stipules aussi sont inégales, mais la plus large est toujours située du grand côté de la tige, la plus étroite du petit côté. D'où résulte que la stipule large correspond à la moitié large du limbe, la stipule étroite à la moitié étroite du limbe, et que la dissymétrie de la feuille s'accuse tout du long dans le même sens, contrairement à ce qui a lieu chez les Ulmacées, Tiliacées et Bégoniacées, étudiées plus haut.

Les choses se passent de la même manière chez les Corylacées : Coudrier (*Corylus*), Charme (*Carpinus*), Ostryer (*Ostrya*) et Ostryopse (*Ostryopsis*), où les feuilles sont aussi, comme on le sait, distiques. Le rapprochement des deux séries de feuilles, ainsi que la différence de largeur des deux limbes à la base, y sont seulement moins marqués que dans les exemples précédents. Mais la différence alternative de largeur des deux

stipules y est toujours très nette et telle que c'est, comme dans les Castanéacées, la stipule large qui correspond à la moitié large du limbe. Cela suffit pour montrer que la feuille est, dans sa totalité, dissymétrique et dans le même sens tout du long.

Même dissymétrie simultanée du limbe et des stipules dans les feuilles isolées distiques des Irvingiacées : Irvingie (*Irvingia*), Irvingelle (*Irvingella*), Desbordésie (*Desbordesia*) et Klainedoxe (*Klainedoxa*), étudiées en détail dans un Mémoire spécial, publié récemment dans ce Recueil (1). Ici aussi, comme il a été expliqué, la grande stipule, qui enveloppe l'autre dans le bourgeon, correspond à la grande moitié du limbe, et la dissymétrie de la feuille est de même sens dans toute sa longueur.

Il en est de même encore dans nombre d'autres genres à feuilles isolées distiques, appartenant à diverses familles : par exemple dans le Laurier-cerise (*Laurocerasus*), parmi les Rosacées, dans le Gainier (*Cercis*), parmi les Légumineuses, etc.

4. *Conclusions*. — Les exemples précédents, qu'on pourrait multiplier, suffisent à justifier les conclusions suivantes :

1° Il y a souvent, entre la forme des feuilles et leur disposition sur la tige quand elle est distique, une relation exprimée par une dissymétrie alternative de la feuille, d'où résulte, parfois déjà pour le rameau lui-même, toujours pour l'ensemble de la pousse, une symétrie bilatérale ;

2° Cette dissymétrie peut ne se montrer que dans la région basilaire de la feuille, sa gaine (Graminées, etc.), ou ses stipules (Gainier, etc.) ; elle peut ne se manifester que dans sa région terminale, son limbe (Rhaptopétalacées, etc.) ; le plus souvent, elle s'accuse à la fois dans ses deux régions (Ulmacées, Castanéacées, Irvingiacées, etc.) ;

3° Dans le dernier cas, elle peut affecter dans le même sens toute la longueur de la feuille, sa région basilaire (gaine ou stipules), comme sa région terminale (limbe) (Castanéacées, Corylacées, Irvingiacées, Laurier-cerise, etc.), ou bien affecter en sens contraire ses deux régions (Ulmacées, Tiliacées, Bégoniacées, etc.).

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Irvingiacées* (Ann. des Sciences nat., Bot., 9e série, I, p. 249, 1905).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

CORBEIL. IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

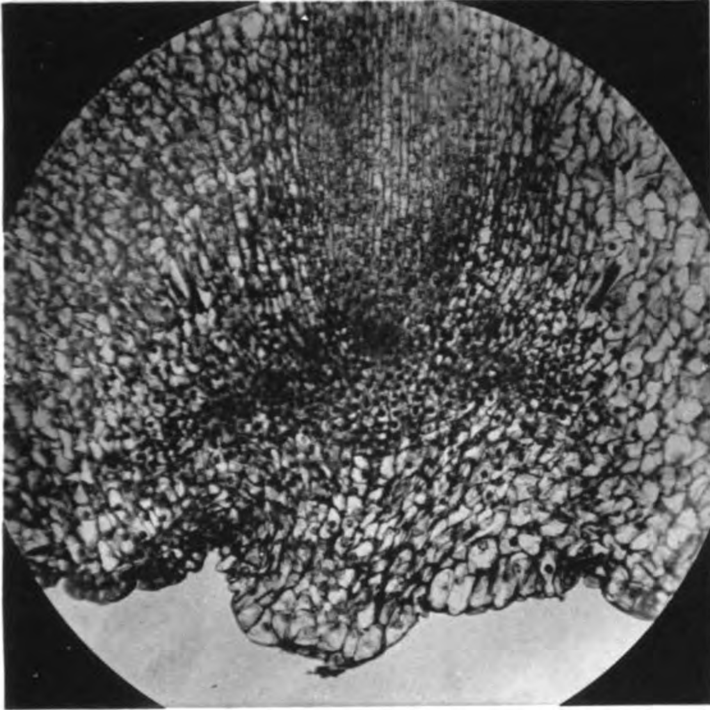


Fig. 1

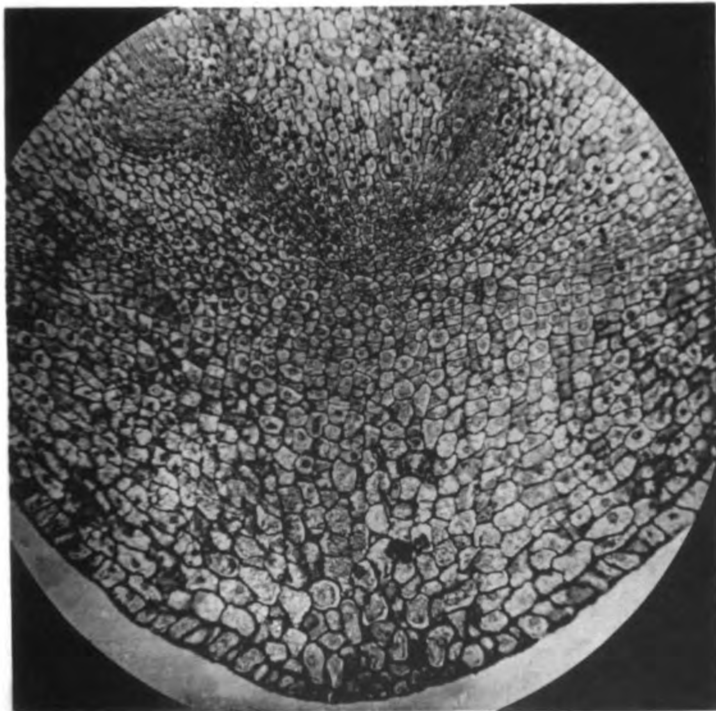


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.
Phœnix canariensis Hort.

Masson & Cie, Éditeurs

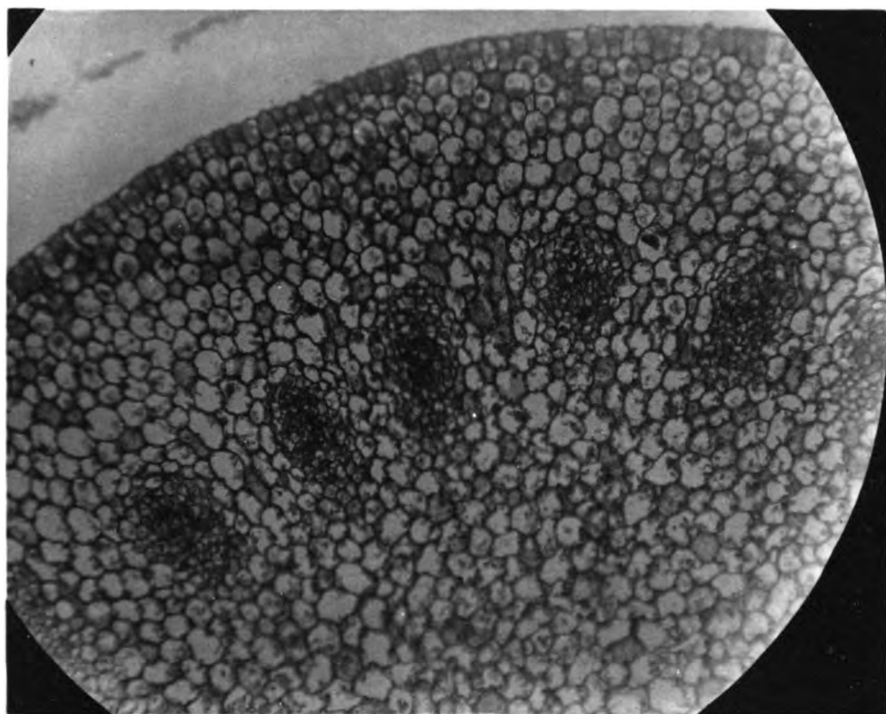


Fig. 1

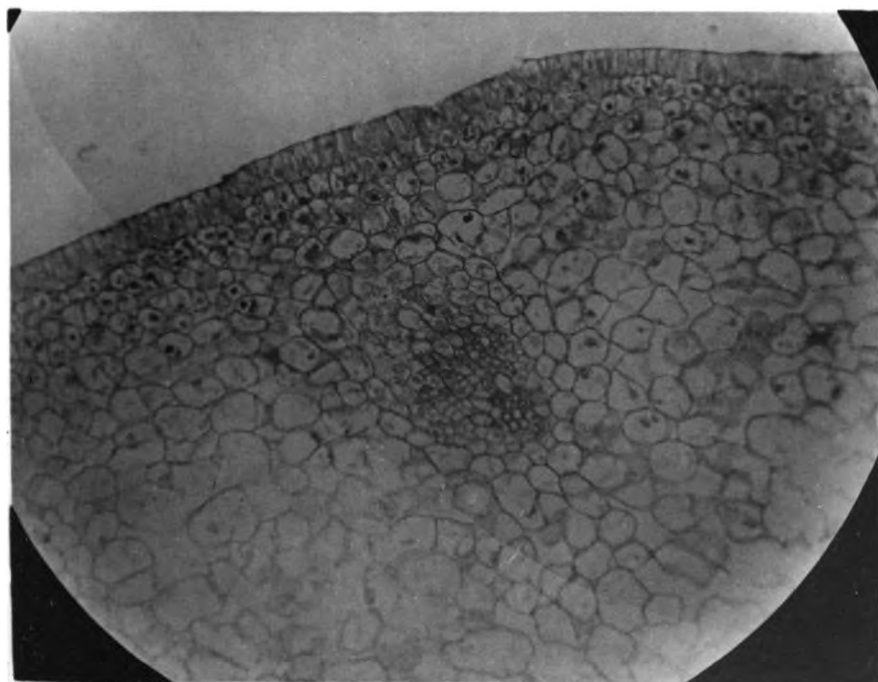


Fig. 2

Phœnix canariensis Hort.

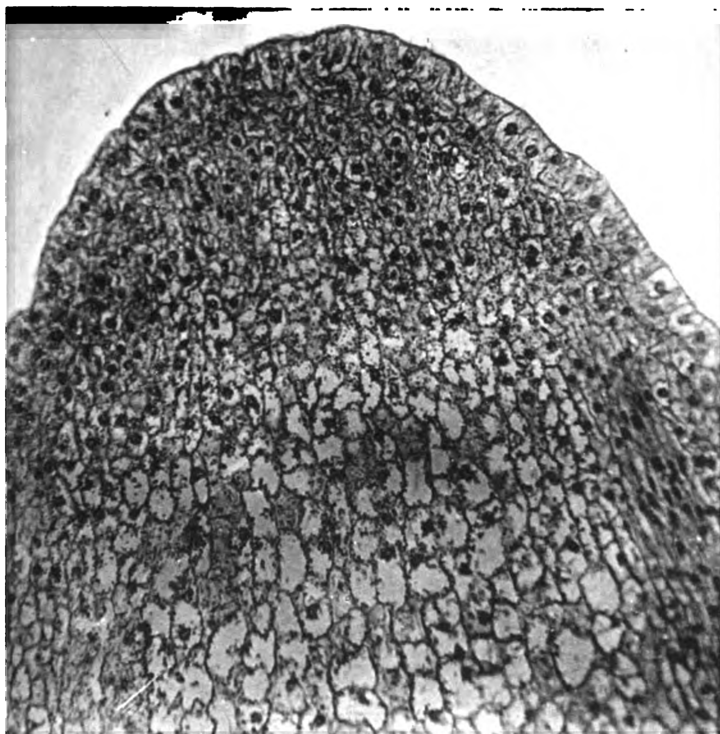


Fig. 1

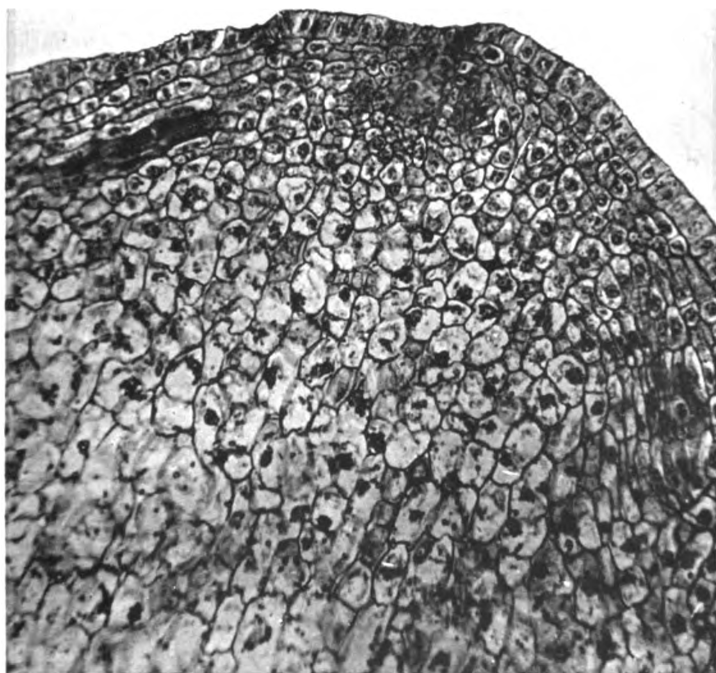


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

Masson & Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris

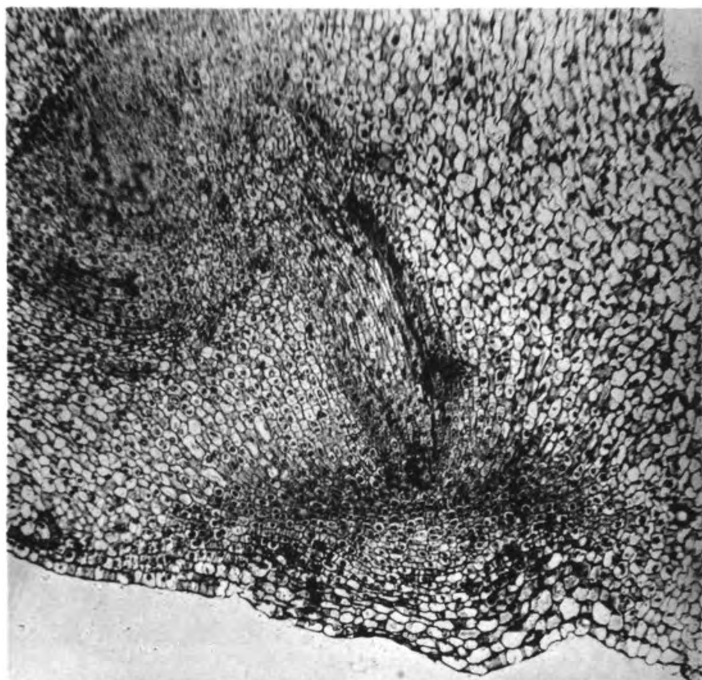


Fig. 1

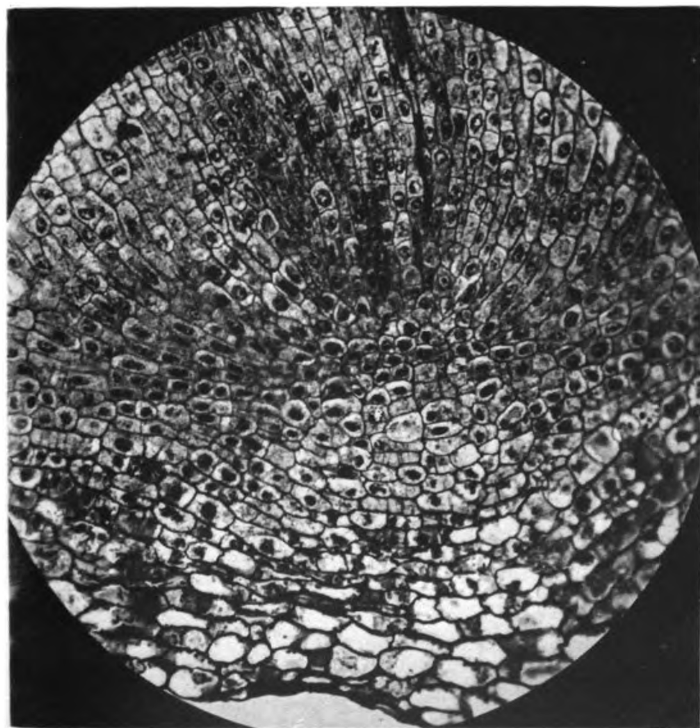


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

Masson & Cie, Éditeurs

Phototypie Berthaud, Paris



Fig. 1

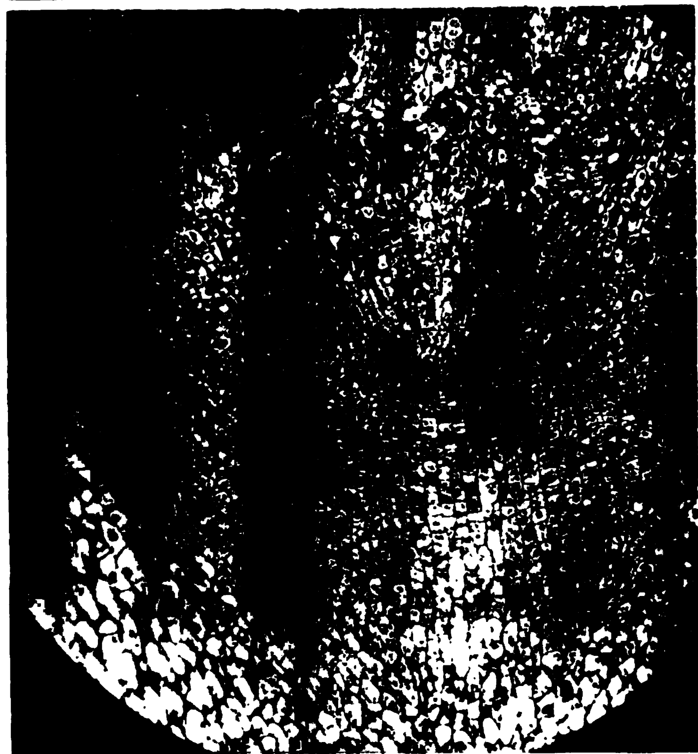


Fig. 2

Phœnix rupicola R. Anders.
Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

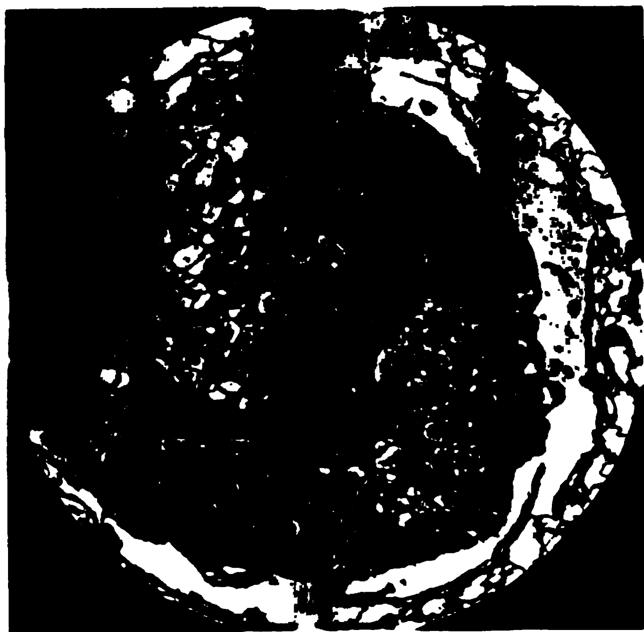


Fig. 1

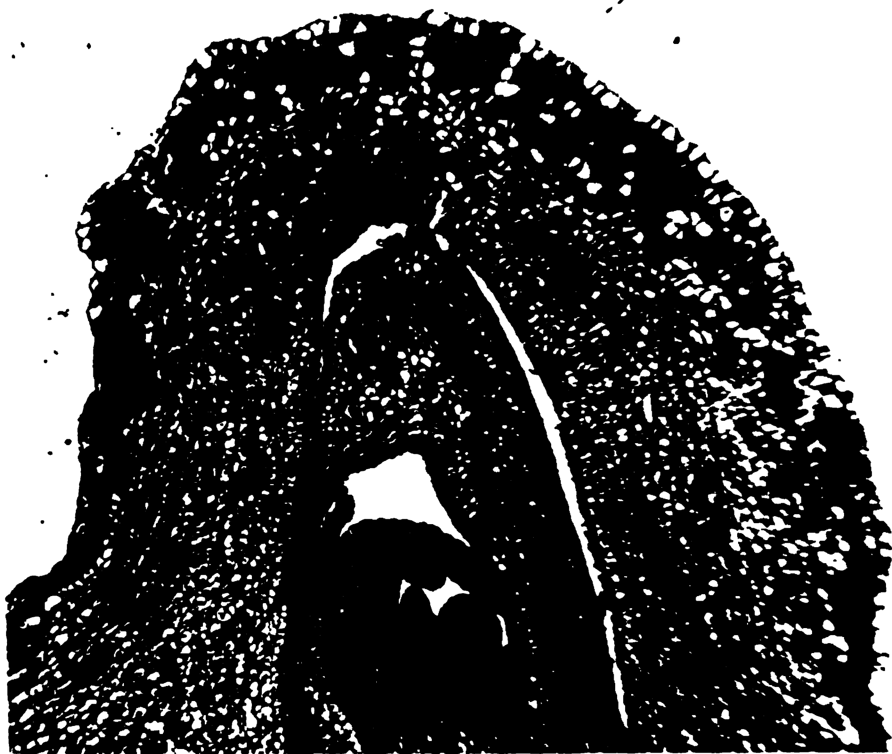


Fig. 2

Archontophœnix Cunninghamiana W. et Dr.

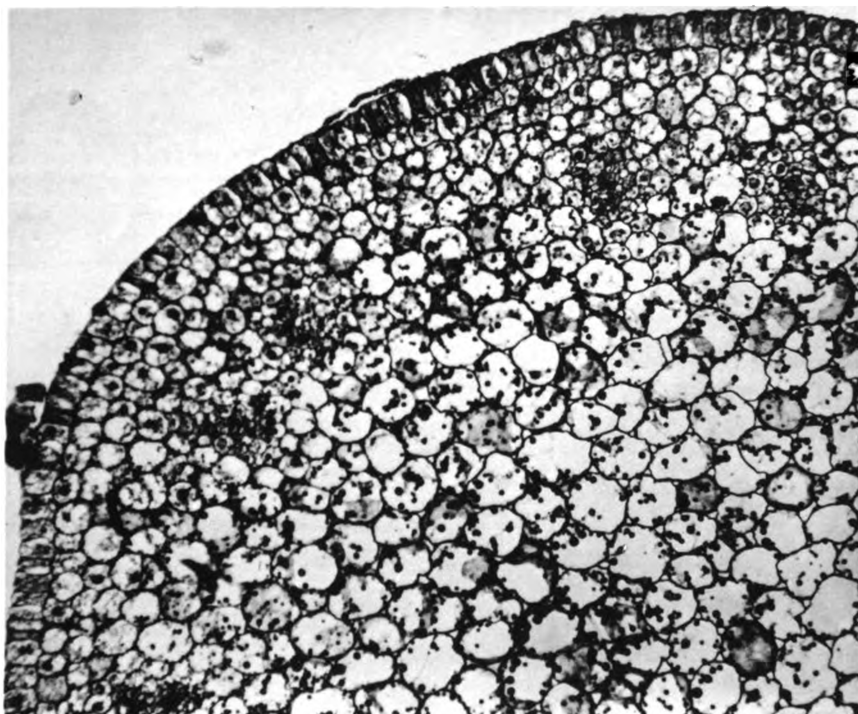


Fig. 1

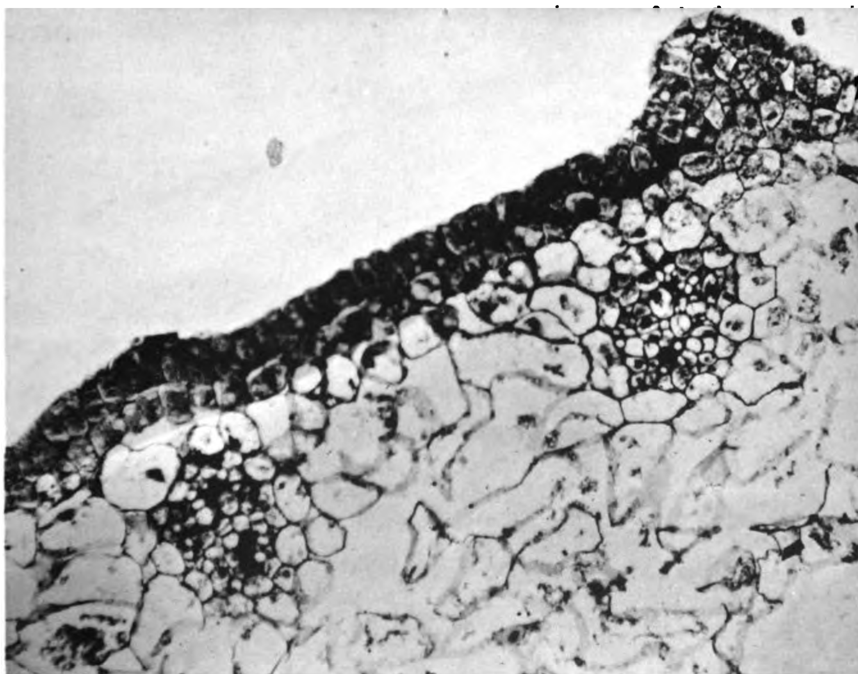


Fig. 2

Brahea filamentosa Hort.

Masson & Cie, Éditeurs Phototypie Berthaud

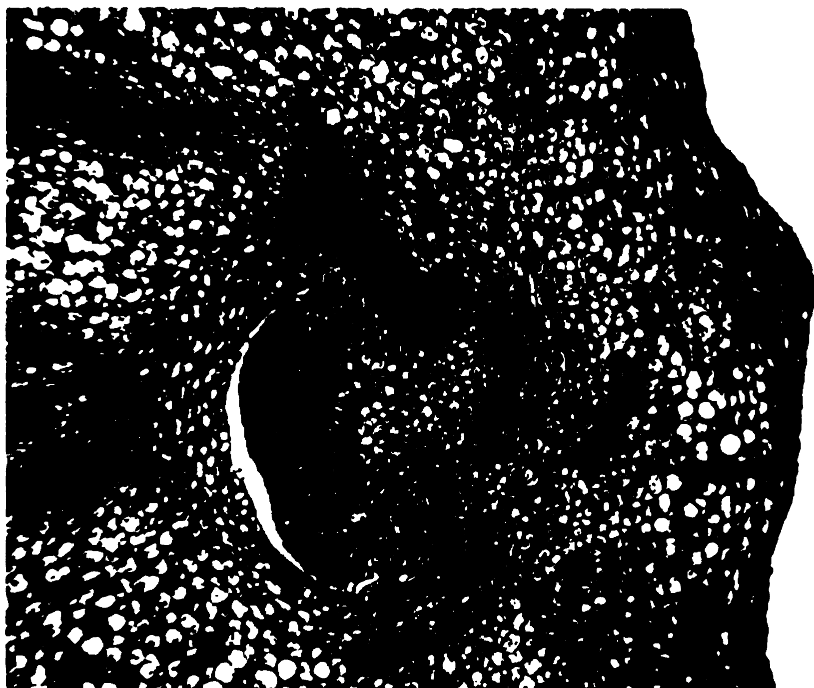


Fig. 1

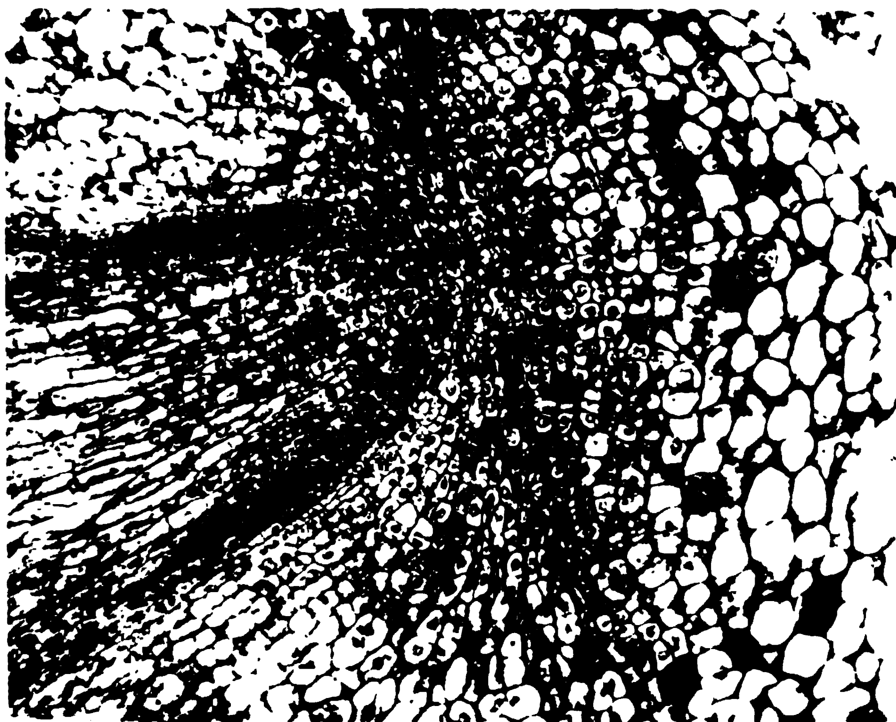


Fig. 2

Livistona australis Mart.
Calamus sp. (Sikkim).



Fig. 1

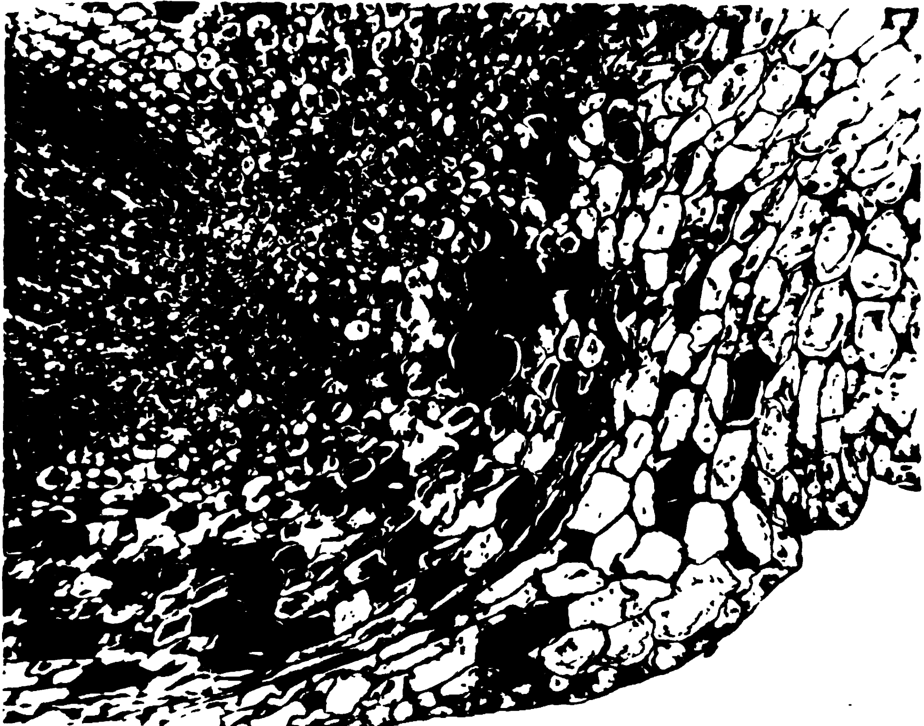


Fig. 2

Calamus cinnamomeus.

Masson & Cie Editeurs

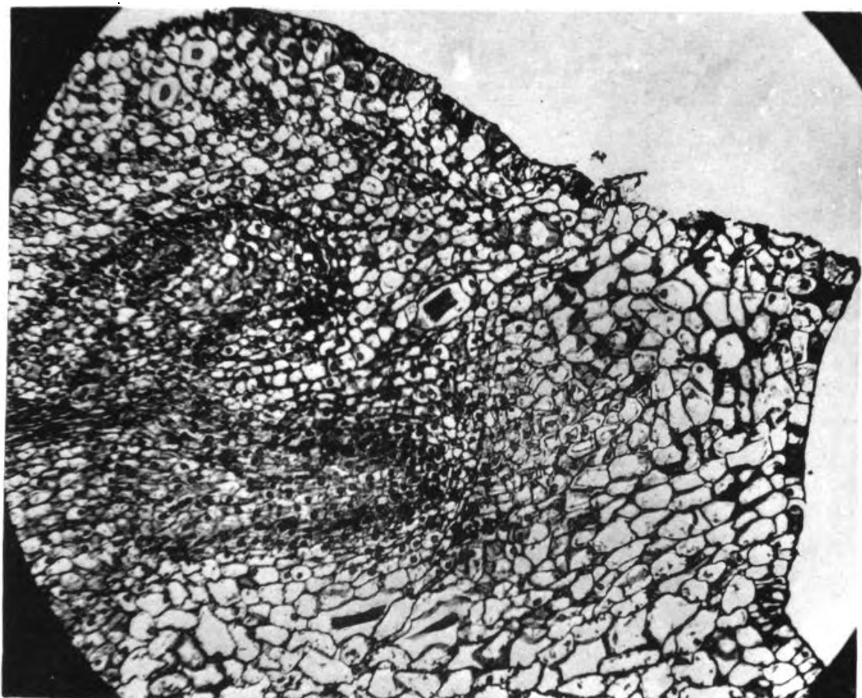


Fig. 1

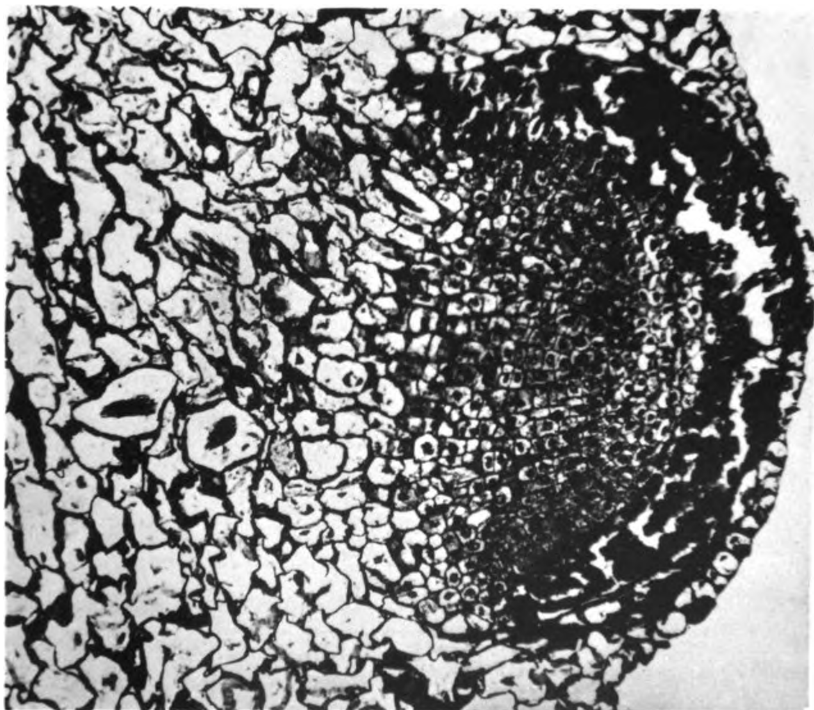


Fig. 2

Pinanga patula Bl.
Pinanga kuhlii Bl.



Fig. 1

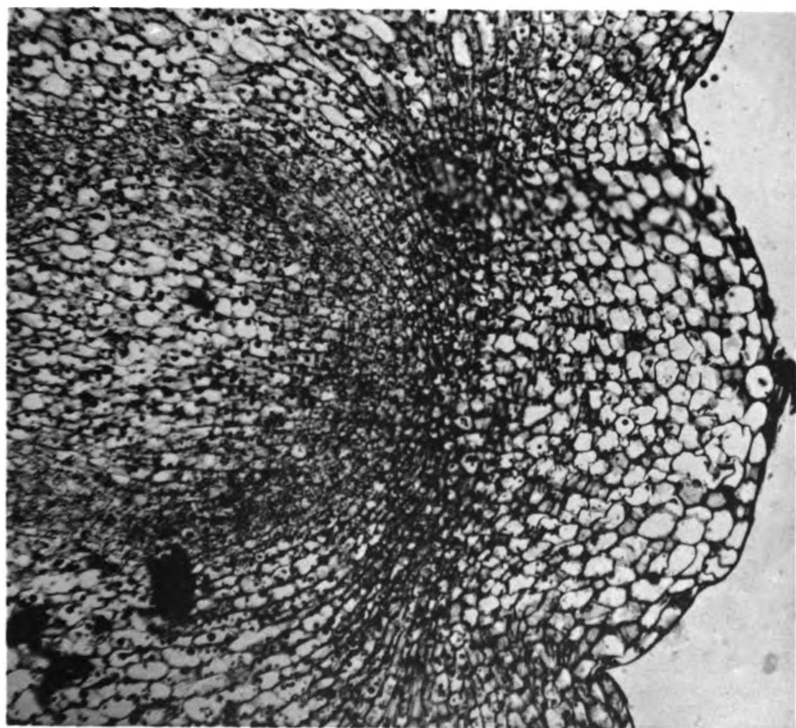


Fig. 2

Areca triandra Roxb.
Areca rubra Bory.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ED. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME IV

PARIS
MASSON ET C[ie], ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1906

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LA

CLASSIFICATION DES ARALIACÉES

Par René VIGUIER

INTRODUCTION

La famille des Araliacées ne comprend, en dehors du Lierre, que des espèces exotiques; aussi, malgré son importance, a-t-elle été jusqu'ici négligée par la plupart des botanistes. Il n'existe que fort peu de travaux généraux sur cette famille; nous possédons surtout de nombreuses descriptions d'espèces faites le plus souvent par des auteurs connaissant très imparfaitement l'ensemble du groupe.

Une mise au point fort bien comprise a été publiée par M. Harms, en 1894, dans les « Natürliche Pflanzenfamilien ». Elle montre combien de lacunes et d'incertitudes persistent encore, combien de points restent à étudier pour que cette famille soit connue dans son organisation ainsi que dans les relations phylogénétiques et même morphologiques de ses différents genres. Les recherches anatomiques, pourtant si nombreuses ces dernières années, n'ont, pour ainsi dire, fait qu'effleurer les Araliacées.

Nous avons résolu d'étudier la structure des Araliacées, pensant que les résultats obtenus pourraient être intéressants soit pour la morphologie générale, soit pour la classification du groupe encore extrêmement confuse. Nous verrons, en effet,

dans la suite de ce travail, que l'anatomie, indispensable pour la connaissance des relations naturelles des êtres, nous fournira des caractères importants qui décideront du groupement et de la position de certaines espèces et de certains genres.

Une des grosses difficultés pour mener à bien un tel travail était la réunion des matériaux ; aussi, ne saurions-nous trop remercier les nombreux botanistes qui nous ont prêté leur concours :

MM. Bureau et Poisson ont toujours mis à notre disposition avec la plus grande amabilité les richesses accumulées dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle.

Nous avons rencontré au Jardin royal de Kew une très grande complaisance et avons pu nous y procurer de très nombreuses plantes vivantes ; aussi sommes-nous heureux de remercier Sir Thiselton Dyer, M. W. Botting Hemsley et M. Leo Farmar.

M. Treub, directeur de l'Institut botanique de Buitenzorg, nous a, très aimablement, fait parvenir les Araliacées recueillies, dans un voyage récent, par M. Koorders aux Moluques et aux Célèbes.

M. le professeur Ikeno de Tokyo, M. J. H. Maiden, directeur du Jardin botanique de Sydney (Nouvelle-Galles-du-Sud), M. Federico Philippi, directeur du Jardin de Santiago du Chili, M. Thaïs, directeur du Jardin de Buenos-Ayres, M. le professeur Warming, de Copenhague, M. J. C. Willis, directeur de l'Institut de Peradenyia (Ceylan), nous ont également fait des envois, dont quelques-uns très importants.

Nous tenons à louer aussi le zèle intelligent avec lequel M. Le Rat, instituteur à Nouméa, a herborisé dans les environs de cette ville jusqu'au Mont Mou, consacrant tous ses loisirs à la science et faisant pour nous des récoltes précieuses.

Nous ne voudrions pas oublier les services que nous ont rendus MM. Bonnet, Danguy, Finet et Gagnepain, de l'herbier du Muséum, ainsi que MM. Beille, professeur à l'École de Médecine de Bordeaux, Dubard, maître de conférences à la Sorbonne, L. Ducamp, préparateur à la Faculté des Sciences de Lille, T. Halse Joenssen, professeur à l'Université de Lund, Poirault, directeur de la Villa Thuret.

M. le professeur Haug a bien voulu s'intéresser à nos remarques sur la répartition géographique des espèces ; nous tenons à lui témoigner de toute notre gratitude.

Ce travail a été fait au laboratoire d'Organographie et Physiologie végétale du Muséum et au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau ; nous remercions vivement M. L. Dufour, directeur-adjoint du laboratoire de Fontainebleau et M. L. Morot, assistant au Muséum, directeur du Journal de Botanique, qui nous ont toujours si aimablement facilité le travail.

Nous sommes heureux d'exprimer toute notre reconnaissance à nos maîtres, M. le professeur Ph. Van Tieghem et M. le professeur G. Bonnier, pour les conseils précieux qu'ils nous ont donnés et pour leur grande bienveillance à notre égard.

Nous adopterons le plan suivant dans la rédaction de ce mémoire :

PREMIÈRE PARTIE

DEUXIÈME PARTIE

TROISIÈME PARTIE

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

MORPHOLOGIE EXTERNE

1° *Classification*. — Ce fut Antoine-Laurent de Jussieu qui établit, dans son « Genera plantarum » (1789), la famille des Araliacées (classe XII, Dicotylédones polypétales à étamines épigynes). — Les Araliacées étaient, pour ce savant, bien distinctes des Ombellifères ; il considérait, en effet, les Ombellifères comme ayant des *graines nues*, les Araliacées ayant, au contraire, les graines recouvertes d'un péricarpe. Jussieu ne faisait évidemment qu'enregistrer une erreur ancienne, puisque Césalpin (1589) distinguait déjà un ordre des Ombellifères sous le nom de *Gymnodispermae*.

Les Araliées de Jussieu était composées des genres *Panax* et *Aralia* de Linné (1735), *Gastonia* de Commerson (1786), *Polyscias* de Forster (1766) et *Cussonia* de Thunberg (1780).

Le genre *Hedera*, à cause de ses styles soudés, formait une série de l'ordre des Caprifoliacées (classe XI, Dicotylédones monopétales à corolle épigyne et anthères distinctes).

L'article « Araliacées » du Dictionnaire des Sciences naturelles (1816), contient une description très claire des caractères de la famille toujours séparée des Ombellifères par la structure de la graine. Les Ombellifères sont toujours caractérisées par le fruit « composé de deux semences nues appliquées l'une contre l'autre », tandis que les Araliacées ont pour fruit « une baie à plusieurs loges monospermes dont le nombre est toujours déterminé par celui des styles ; comme dans les Ombellifères l'embryon très petit, cylindrique, est placé dans une

petite cavité oblongue, au sommet d'un périsperme cartilagineux ou presque ligneux ».

Plusieurs genres nouveaux sont venus s'ajouter aux genres mentionnés par Jussieu, ce sont : *Heptapleurum* de Gaertner (1791) *Gilibertia* et *Actinophyllum* de Ruiz et Pavon (1802), *Maralia* de Dupetit-Thouars (1806).

D. Don (1825) contribue, par des remarques inexactes, à séparer les Araliacées des Ombellifères par un fossé encore plus profond ; il décrit en effet la graine des Araliacées de la manière suivante : « Semina angulata *erecta*, *testa exterior crustacea*, interior membranacea ; embryo inversus, albumine carnosa.... » Cette grave erreur, consistant à prendre pour le tégument externe de la graine l'endocarpe mince du fruit, a été répétée pendant longtemps ; elle se retrouve dans des travaux modernes. Les Araliacées qui présenteraient, d'après Don, des graines dressées avec deux téguments épais, n'auraient évidemment plus aucun lien de parenté avec les Ombellifères.

Bartling (1830) place les Araliacées dans la classe des *Ombelliflores* de ses *Gymnoblasta polypetala*. Ces Ombelliflores comprennent : 1° les *Ombellifères*, 2° les *Araliacées*, 3° les *Hédéracées*, 4° les *Hamamélidées*. Si l'erreur de Don se retrouve dans cet important ouvrage, la véritable nature du fruit des Ombellifères est enfin reconnue : les Ombellifères sont en effet caractérisées par leur *double achaine*, leurs pétales atténués à la base et à préfloraison involutée, leur disque épigyne. Les *Araliacées* et *Hédéracées*, distinctes les unes des autres par leurs styles respectivement libres ou soudés, se séparent des Ombellifères non seulement par leur fruit, mais par les pétales pourvus d'une large base et à préfloraison valvaire, ainsi que par le nombre des loges ovariennes. — Les *Hamamélidées* se distinguent des familles précédentes par leur fruit capsulaire, leurs pétales linéaires, leur disque périgyne. — Les Araliacées comprennent : *Cussonia*, *Panax*, *Adoxa*, *Maralia*, *Aralia* (= Schefflera), *Sciadophyllum*, (=Actinophyllum), *Polyscias*, *Gilibertia*, *Phytocrene* ; les Hédéracées sont composées de : *Hedera*, *Marlea*, *Cornus*.

De Candolle, dans le Prodrome, copie, comme Bartling, l'erreur de Don. Cessant d'attribuer à la concrescence des styles

l'importance que ses devanciers y attachaient, De Candolle place le Lierre parmi les Araliacées. Il introduit également dans la famille le genre *Arthrophyllum* à ovaire uniloculaire. Si nous ne rencontrons plus les *Phytocrene* dans les Araliacées du Prodrome, nous y retrouvons le genre *Adoxa* avec, en outre, le genre *Torricellia*.

La publication du « Genera plantarum » d'Endlicher (1840), n'apporte aucune importante modification à la famille qui se trouve placée dans la classe XL des *Dicotylédones Discanthées* au voisinage des Ombellifères, des Ampélidées, des Cornées, des Loranthacées, des Hamamélidées et des Bruniacées. Aux genres énumérés par De Candolle, Endlicher ajoute les genres *Miquelia* et *Botryodendron*; ce dernier genre n'est autre que le genre *Meryta*, décrit bien antérieurement par Forster (1766), ainsi que le fit remarquer Seemann (1862).

Cette même année, Bennett et R. Brown (1840) font des remarques d'un vif intérêt à propos du genre *Horsfieldia* qu'ils rangent dans les Araliacées, tandis que Blume et De Candolle l'avaient décrit comme une Ombellifère. Les Ombellifères et les Araliacées sont, pour Bennett et R. Brown, deux familles très voisines qui doivent être considérées comme formant une *même classe naturelle*. La différence la plus importante qu'on ait signalée entre les deux familles est fausse ; ces deux auteurs relèvent alors l'erreur d'observation de Don et montrent que son opinion est insoutenable. Les graines des Araliacées sont, en fait, *comme celles des Ombellifères*, pendues au sommet de l'angle interne de la loge dans laquelle elles sont contenues ; le raphé est ventral.

Dans une « esquisse d'une monographie des Araliacées » (1854), Decaisne et Planchon discutent, les premiers, les caractères de classification de la famille. Ils insistent sur l'état de l'albumen qui est quelquefois *ruminé*, ainsi que sur les caractères que peut fournir le pédoncule floral, sur lequel la fleur est parfois *articulée*. — Ces deux auteurs sont amenés, dans leur critique, à proposer les genres *Brassaiopsis, Cuphocarpus*, *Dendropanax*, *Didymopanax*, *Fatsia* et *Oreopanax*.

A la même époque, Asa Gray (1854) enrichit la famille des genres *Reynoldsia*, *Tetraplasandra* et *Plerandra*, ces deux der-

niers genres constituant des types tout à fait nouveaux, caractérisés par la présence d'un grand nombre d'étamines.

Les années suivantes, de nombreux genres sont encore créés ; Miquel (1856) décrit une série de types de l'archipel Indien : *Agalma*, *Eupteron*, *Aralidium*, *Macropanax*, *Nothopanax*, *Actinomorphe*, *Parapanax*. Hooker fils, et Thomson, la même année, établissent le curieux genre *Tupidanthus*, Grisebach (1858) le genre *Sciadodendron*, et Maximowicz le genre *Eleutherococcus*. Enfin Koch (1859) rapporte aux Araliacées plusieurs genres à ovaire uniloculaire, notamment *Bursinopetalum* qui, (d'après Baillon (1862), n'est autre que *Mastixia* et établit les genres *Pseudopanax* et *Tetrapanax*.

Seemann (1864 *a*) indique ses vues sur le groupe et prétend que les *Araliacées* sont inséparables des Ombellifères. Il propose une grande famille divisée en deux sous-familles : les *Apiacées* et les *Hédéracées*. Les *Hédéracées* comprennent toutes les plantes dont la corolle est à préfloraison valvaire ; les *Apiacées* ou Ombellifères vraies comprennent toutes les plantes dont la corolle est à préfloraison imbriquée. Ces deux sous-familles sont entre elles, d'après Seemann, ce que sont les *Mimosées*, les *Césalpiniées* et les *Papilionacées* dans les *Légumineuses*, les *Renonculées* et les *Anémonées* dans les *Renonculacées*.

L'auteur poursuit, plusieurs années durant (1864-1867), une revision des *Hédéracées ;* le groupe tel qu'il le conçoit est artificiel, car les genres *Aralia* et *Panax*, dont la corolle est à préfloraison imbriquée, sont reportés aux *Apiacées*, et les genres à ovaire uniloculaire reportés aux *Cornacées* (1864 *b*). Dans les Hédéracées, au contraire, prennent place notamment les *Hydrocotyle* et les *Crithmum*.

L'auteur établit un groupement en tribus des 43 genres qui constituent, pour lui, le groupe :

1° *Cussoniées*. — Étamines en même nombre que les pétales. Ovaire à 2 (exceptionnellement 3) carpelles. Albumen ruminé ; 2° *Horsfieldiées*. — Étamines en même nombre que les pétales. Ovaire à 2 (exceptionnellement 3) carpelles. Albumen non ruminé ; 3° *Hédérées*. — Étamines en même nombre que les pétales. Ovaire à 5 loges ou plus (rarement 3 par avortement). Albumen ruminé ; 4° *Pseudopanacées*. — Étamines

en même nombre que les pétales. Ovaire à 5 loges ou plus (rarement 3 par avortement). Albumen non ruminé ; 5° *Plérandrées*. — Étamines de 2 à *n* fois plus nombreuses que les pétales. Ovaire à 5 loges ou plus.

Chaque tribu est ensuite divisée en deux sous-tribus suivant que le pédoncule floral est articulé ou inarticulé. Tous les genres sont passés en revue et décrits avec beaucoup de soin par l'auteur qui donne, pourtant, à chacun une limite trop étroite.

Miquel (1864), lui, ne tient aucun compte de la préfloraison : il divise la famille en *Pleiostémones* et *Isostémones*. Le groupe des Isostémones se trouve ensuite partagé en Pleiogynes et Meiogynes, que viennent ensuite subdiviser le mode d'inflorescence et la forme des feuilles.

La famille se trouve encore modifiée, à cette époque, par l'introduction de types inconnus : c'est d'abord le genre *Mackinlaya* de F. v. Muller (1864), qui présente les pétales ongulés d'une Ombellifère, tout en étant une véritable Araliacée ; ce sont ensuite les *Myodocarpus* Brongniart et Gris (1861), et les *Delarbrea* Vieillard (1865), qui possèdent tous deux dans leurs fruits des poches sécrétrices. Les *Myodocarpus*, dont le fruit est une double samare, sont pour leurs auteurs des Ombellifères, tandis que Bentham et Hooker les considèrent comme des Araliacées.

Bentham et Hooker (1867), dans leur Genera plantarum, distinguent 5 tribus dans les Araliacées : 1° les *Araliées* à pétales plus ou moins imbriqués et à large base ; 2° les *Mackinlayées* à pétales ongulés et à préfloraison valvaire ; 3° les *Panacées* à pétales, à préfloraison valvaire, androcée isostémone et albumen non ruminé ; 4° les *Hédérées*, présentant les caractères des Panacées mais à albumen ruminé ; 5° les *Plérandrées* à nombreuses étamines. Les caractères fournis par le pédoncule floral, le nombre des carpelles, servent ensuite à diviser les tribus. Les deux illustres botanistes, bien que n'ayant pas étudié spécialement le groupe, semblent l'avoir beaucoup mieux compris que Seemann ; les groupements des espèces en genres et des genres en tribus sont beaucoup plus naturels.

Baillon (1878, 1879 *a*), comme Bennett et comme Seemann, prétend que les Araliacées sont inséparables des Ombellifères :

« Les auteurs accordent aux Araliacées un port spécial, mais quand les Ombellifères deviennent ligneuses et élancées, leur tige simple ou peu ramifiée au sommet, nue dans les portions inférieures et chargée en haut d'une couronne de feuilles, est tout à fait semblable à celle de certaines Araliées. » Le caractère du fruit sec chez les Ombellifères et charnu chez les Araliacées, ne trouve pas grâce aux yeux de Baillon : le fruit de l'*Apleura*, Ombellifère chilienne, est drupacé; du reste le fruit de beaucoup d'Ombellifères est charnu dans sa partie superficielle et il n'y a là que des nuances dans la consistance et l'épaisseur de l'exocarpe. Enfin, les bandelettes du fruit sont remplacées dans certains genres comme *Choritaenia* par des poches oléo-résineuses qui se retrouvent dans les *Delarbrea* et *Myodocarpus* qui sont de vraies Araliées. Enfin, il faut ajouter que les carpelles de certaines Araliacées se séparent intégralement à maturité comme ceux des Ombellifères : c'est le cas dans *Horsfieldia*, placé par Seemann dans les Araliacées et dans les *Myodocarpus*.

Les Araliées ne sont plus, dans l'*Histoire des plantes* (1879 *b*) qu'une simple tribu des Ombellifères au même titre que les Daucées, les Échinophorées, les Peucédanées, les Carées et les Hydrocotylées. L'auteur n'apporte aucune division, aucune classification dans sa tribu des Araliées et fait rentrer dans un même genre les éléments les plus disparates.

Il rejette du groupe les genres *Adoxa* et *Helwingia*, mais y introduit en revanche les *Curtisia* et les *Mastixia*, ainsi que les genres nouveaux *Apiopetalum*, *Pseudosciadium* et *Eremopanax*.

E. Marchal étudie un certain nombre d'espèces américaines et établit le genre *Coudenbergia* (1879).

N. E. Browne établit le genre *Dizygotheca* (1891), sur une plante ayant fleuri dans les serres de Kew et présentant la curieuse particularité d'avoir des étamines à 8 sacs polliniques.

Boerlage (1887) reprend l'étude des Araliacées de l'archipel Indien.

Ce travail, qui ne porte que sur un petit nombre de genres, est un modèle de précision et ne soulève aucune critique.

Boerlage décrit un nouveau type *Eschweileria* très naturel, comprenant une dizaine d'espèces. (Le nom d'*Eschweileria* a

été remplacé par celui de *Boerlagiodendron* Harms, car il existe une Lecythidacée du nom d'*Eschweilera* Mart.). Un peu plus tard cet auteur, dans son « Handleiding tot de Kenniss der Flora van Nederlandsch Indië » (1890), distingue dans les Araliacées les mêmes tribus que Hooker et fait entrer ensuite en première ligne, pour subdiviser ces tribus, le nombre des loges de l'ovaire ; viennent ensuite l'articulation ou la non-articulation de la fleur, le mode d'inflorescence, la forme et le degré de concrescence des styles, etc., pour arriver aux genres.

Enfin, M. Harms (1894) fit paraître un travail magistral, monographie des plus complètes de la famille : les Araliacées forment avec les Ombellifères la série des *Ombelliflores*, 26ᵉ et dernière des *Dicotylédones archichlamydées* (Engler, 1903). Après avoir donné quelques généralités et rejeté tout à fait en arrière-plan l'anatomie, montrant ainsi l'insuffisance de nos connaissances sur ce sujet, l'auteur aborde la systématique de la famille : il distingue les *Schefflerées* avec pétales à large base et préfloraison valvaire, les *Araliées* avec pétales à large base et préfloraison imbriquée, les *Mackinlayées* avec pétales rétrécis à la base et préfloraison valvaire. L'auteur, faisant ainsi appel à un seul caractère, propose des tribus très peu homogènes; il est vrai que la classification des genres qu'il propose ne semble pas avoir d'autre prétention que d'être une clé dichotomique utile pour la détermination ; certains genres se trouvent en effet répétés en divers points de la clé et même dans deux tribus. L'auteur aurait pourtant, à notre avis, mieux fait de s'en tenir aux tribus, beaucoup plus naturelles, de Bentham et Hooker.

La conception que se fait des genres ce savant botaniste est assez variable : il donne par exemple une extension considérable au genre *Polyscias*, y faisant entrer des espèces ayant de un à dix carpelles, alors que, d'autre part, il maintient séparés les *Pseudopanax* et les *Nothopanax* différant par le nombre des carpelles qui est de cinq dans le premier genre, deux, trois ou quatre dans le second. Nous aurons, dans le courant de ce mémoire, quelques points à reprendre dans la monographie de Harms, aussi nous n'en parlerons pas davantage, malgré son importance capitale, dans cet Historique.

Peu de travaux sur la systématique des Araliacées ont paru depuis la belle publication des « Pflanzenfamilien ».

Harms (1896) fait une revision des espèces du genre *Aralia* et fait de l'*Aralia cephalobotrys* le type d'un genre *Cephalaralia*; il a proposé récemment le genre *Anomopanax* (1904); King (1898) décrit le genre *Wardenia* à ovaire uniloculaire et biovulé ; D. Prain (1903), établit le genre *Woodburnia*.

Enfin, récemment (1905), nous avons séparé sous le nom de *Tieghemopanax* les Polyscias, mal connus, de la Nouvelle-Calédonie, et de *Bonnierella* le *Panax tahitense* décrit autrefois par Nadeaud.

Nous n'avons plus qu'à mentionner un dernier travail, celui de M. Van Tieghem, sur « l'œuf des plantes considéré comme base de leur classification » (1900).

Les Araliacées y forment, avec les Ombellifères et les Mastixiacées, une alliance des Ombellales, dans le groupe des « Transpariétées unitegminées ».

2° *Morphologie générale.* — En dehors de ces travaux de systématique, la morphologie n'a fait l'objet que d'un petit nombre de recherches.

Wydler (1860), et surtout Buchenau (1864), ont donné une série d'indications très précises sur la morphologie du Lierre.

Jusqu'en 1895, on ne connaissait que le Lierre comme plante grimpante, parmi les Araliacées. A cette époque, M. Went (1895) signala quelques *Heptapleurum* de Java qui s'élèvent en se fixant à leur support par de courtes racines adventives non géotropiques. Les tiges de ces plantes portent aussi des racines adventives nourricières qui sont positivement géotropiques et vont puiser des éléments nutritifs dans le sol. Dans certaines espèces ce sont les *racines crampons* qui prédominent, dans d'autres ce sont les *racines nourricières*. Certaines de ces plantes semblent être en train de devenir pseudo-épiphytes. L'auteur a observé aussi des semi-épiphytes, indéterminées, reliées au sol par d'épaisses racines adventives; ces plantes lui ont fait l'impression de n'avoir pas germé sur le sol.

M. Carse a récemment constaté que le *Nothopanax arboreum*, dans les environs de Mauku (Nouvelle-Zélande), pouvait dans certains cas être épiphyte (semi-épiphyte de Went).

Cette plante se présente, au bord des rivières ou sur le penchant des collines, comme un arbre d'aspect normal; mais elle se développe invariablement en épiphyte quand il y a des Fougères arborescentes.

Comme épiphyte, cette espèce peut être une plante de quelques centimètres, un arbrisseau, ou un arbre de 7 mètres de haut. La graine germe sur le tronc de la Fougère : la racine principale se dirige, en ligne droite ou non, vers la terre ; elle traverse le manchon fibreux des racines de la Fougère, et n'est arrêtée que par la partie dure de la tige. D'autres racines se forment, suivent un trajet analogue, et se soudent plus ou moins avec la racine principale ; elles constituent ce que l'auteur appelle des « rootstems », car elles ne donnent des radicelles et ne « deviennent racines » que dans le sol (?). La tige, elle, se développe de bas en haut, faisant avec la Fougère un angle plus ou moins grand. La Fougère peut être complètement entourée par les « rootstems » qui présentent l'aspect d'un vieux tronc, et semble ainsi sortir d'un vase [1]. Au contraire les « rootstems » peuvent former simplement un réseau plus ou moins grand autour de la Fougère et cela, dès la base ou à une certaine hauteur : le pied de la Fougère peut être complètement dégagé. La plante support peut rester très robuste, surtout quand c'est le *Cyathea dealbata;* au contraire, le *Dicksonia squarrosa* semble souffrir et parfois meurt.

Ce mode de vie se rapproche, d'après M. Carse, de celui du « rata » ou *Metrosideros robusta.*

Le *polymorphisme* des Araliacées a été signalé par d nombreux auteurs ; quand on s'attache à la récolte du Lierre, on constate que ce polymorphisme est considérable. M. Brunaud, dans son « énumération des plantes qui croissent aux Saintes » (1878), croit pouvoir décrire les variétés *lancifolia*, *latifolia*. *erecta*, *rotundifolia*, *multiflora*, *divaricata*. Il est bien difficile de le suivre dans cette voie.

Les espèces des genres *Pseudopanax* et *Nothopanax* sont considérées comme étant particulièrement polymorphes. Hooker parle, dans sa flore de la Nouvelle-Zélande, de cette variabilité

1. Ainsi que l'avait déjà fait remarquer Colenso à l'Institut philosophique de Hawke's Bay.

sur laquelle T. Kirk (1889, 1890) insiste à plusieurs reprises. Ces plantes, notamment le *P. ferox*, présentent de curieuses différences de port aux divers âges de la vie.

Les botanistes du Jardin de Bruxelles ont des *Pseudopanax* ayant les formes et les aspects de feuilles les plus différents; toutes ces plantes proviennent de graines récoltées sur un même pied [Bommers (1903), Errera (1904)].

ANATOMIE

Nous avons déjà dit que l'anatomie des Araliacées n'avait, jusqu'à présent, fait l'objet d'aucun travail d'ensemble important; les notions que nous possédons sur la morphologie interne de quelques espèces se trouvent éparses dans des mémoires d'anatomie générale.

I. *Tige et feuille.* — Sanio (1864) décrit la tige d'*Aralia racemosa* et signale cette plante comme particulièrement intéressante, car, à l'intérieur du cercle normal de faisceaux, s'observe *un cercle de faisceaux dont la partie libérienne est tournée vers l'intérieur et la partie vasculaire vers l'extérieur*; le cercle normal s'épaissit par les formations secondaires, tandis que les faisceaux internes sont fermés. Cette structure rappelle celle des Pipéracées (*Chavica*) et des Bégoniacées, et le développement en est le même. Certaines Ombellifères (*Silaus pratensis*) rentrent dans ce type. Quand on examine la partie supérieure de la tige, on voit que c'est le cercle externe de faisceaux qui se différencie le premier. Pendant la différenciation ultérieure du cercle interne, le cambium fonctionne et donne de nouveaux petits faisceaux cambiaux dans le cercle externe.

Trécul, dans son mémoire « Sur les vaisseaux propres des Araliacées » (1867), étudie la répartition des canaux sécréteurs dans la tige ou le rhizome d'une dizaine d'espèces. Il signale également la présence de faisceaux cribro-vasculaires médullaires dans l'*Aralia racemosa* et dans l'*Aralia edulis*.

Chalon (1867) décrit la structure anatomique de la tige de l'*Hedera Helix*; il insiste principalement sur le bois secon-

daire. Le « tissu subéreux épidermique » se forme la 2[e] ou 3[e] année, exfoliant l'épiderme, et son revêtement de « poils lymphatiques ». Les « fibres libériennes » se forment la première année en petits groupes; les crampons apparaissent dans la couche cambiale. L'auteur constate que les tiges florifères ne forment jamais de crampons, ont des vaisseaux plus petits et n'ont pas de canaux sécréteurs médullaires.

Cedervall, dans une thèse de l'université de Lund (1879), étudie la tige de 22 espèces. Il distingue les Araliacées à faisceaux vasculaires médullaires (Araliaceer med märgkärlknippen) : *Aralia indica*, *A. hispida*, *A. racemosa*, *A. edulis*, *A. nudicaulis*, *A. Kaschemirica* et les Araliacées sans faisceaux vasculaires médullaires (Araliaceer utan märgkärlknippen) : *Aralia papyrifera*, *A. spinosa*, *A. Sieboldi*, *A. dasyphylla*, *A. palmata*, *A. Dunkani*, *A. crassifolia*, *A. umbraculifera*, *Dimorphanthus mandshuricus*, *Panax fruticosum*, *P. dendroideum*, *P. fragrans*, *Macropanax Oreophilum*, *Paratropia venulosa*, *Sciadophyllum Brownii*, *Hedera Helix*, *H. algeriensis*.

Dans le premier groupe, l'auteur décrit la structure de l'*Aralia indica*. Une tige à faisceaux médullaires s'accroît par le jeu de 3 initiales : la première donne l'épiderme; la seconde donne deux couches de cellules qui, par des cloisonnements tangentiels et radiaux, donneront, la couche externe, le collenchyme, la couche interne, l'écorce interne. Enfin l'initiale du cylindre central donne un tissu dont les 4 à 5 rangées de cellules externes s'allongent radialement, se cloisonnent et donnent naissance à une zone de procambium dans laquelle apparaîtront bientôt les premiers vaisseaux spiralés. Le cercle externe normal et les faisceaux qui se rendent aux feuilles sont ainsi les premiers différenciés; les faisceaux médullaires se différencient ultérieurement.

L'auteur décrit la structure d'un certain nombre de tiges adultes notant la présence constante d'une couche continue de collenchyme sous l'épiderme et l'origine sous-épidermique du périderme.

Il étudie la répartition des cristaux et des canaux sécréteurs et signale le manque de canaux dans l'*Aralia Dunkani* (?).

Enfin il distingue dans le « liber mou » de quelques espèces,

notamment du *Paratropia venulosa*, des lignes foncées onduleuses, qui seraient constituées par des éléments prosenchymateux et auraient une origine cambiale. Ces éléments sont nommés par l'auteur « liber collenchymateux » (collenchymbast) et remplacent dans cette espèce le véritable liber. Cette organisation rappellerait celle des *Bégoniacées*, des *Pipéracées* ou celle de certains *Cycas*, où les éléments sont moins nombreux, moins épais et moins comprimés que chez *Paratropia*. Chez *Paratropia* le « liber collenchymateux » a une origine cambiale, tandis que chez les *Bégoniacées*, etc., les éléments ne proviennent pas de formations nouvelles et correspondent au « protophloème » de Russow.

L'auteur conclut à l'exclusion complète de l'*Adoxa Moschatellina*, que De Candolle avait placé parmi les Araliacées. Cette plante, par l'absence de canaux sécréteurs et de mâcles, l'allongement des cellules de l'écorce interne, l'abondance de grains d'amidon dans l'écorce et la moelle, la présence de faisceaux entourés d'un endoderme spécial dans les angles de la tige, s'éloigne tout à fait des Araliacées, se rapprochant plutôt, d'après lui, des Renonculacées.

Pour ne pas avoir à revenir sur ce travail, dont la part d'originalité est d'ailleurs assez réduite, disons dès maintenant que l'auteur interprète d'une manière erronée la structure du liber : son « collenchymbast » est dû simplement à des tubes criblés qui, ayant cessé leur fonctionnement, sont comprimés par les formations nouvelles ; il n'y a pas là un tissu spécial, comme a l'air de le supposer Cedervall.

Weiss (1883) a repris l'étude des faisceaux médullaires des tiges, en choisissant comme types *Aralia edulis* et *A. racemosa*. L'auteur constate, comme l'avaient déjà vu les auteurs précédents, la présence d'un cercle de faisceaux à xylème inverse à l'intérieur du cercle normal de faisceaux libéroligneux ; il vérifie les observations de Sanio quant à l'apparition plus tardive des faisceaux médullaires. Il constate, en outre, que le nombre de ces faisceaux médullaires est variable dans les différents entre-nœuds et semble être fonction de l'épaisseur de la tige ; enfin il prétend que ces faisceaux ne sont pas fermés et qu'une assise de cambium peut y fonctionner.

L'examen d'une série de coupes du nœud montre, d'après Weiss, que les faisceaux d'une feuille prennent place dans le cercle périphérique normal de l'entre-nœud immédiatement inférieur, puis passent dans la moelle au nœud suivant en subissant une torsion de 180° et « l'origine foliaire des faisceaux médullaires d'*Aralia* n'est pas douteuse » [1].

J. Moeller, dans son « Anatomie der Baumrinden » (1882), caractérise les Araliacées de la manière suivante : l'*écorce primaire* ne renferme jamais d'éléments scléreux et contient toujours un certain nombre de druses ainsi que des canaux sécréteurs. Le périderme résulte toujours du cloisonnement de l'assise la plus externe de l'écorce; les couches de liège ont des parois minces, les assises profondes sont épaissies sur la face interne seulement. Le « liber » présente extérieurement de minces faisceaux (ce sont les faisceaux péricycliques) ; le parenchyme libérien comprend des éléments à parois minces; les tubes criblés sont groupés par plages de dix ou plus. Les rayons larges contiennent des mâcles. Toutes ces observations portent sur un petit nombre d'espèces.

Le *bois secondaire* a été étudié par quelques auteurs : Nordlinger (1852-1882), dans la publication de ses « Querschnitte von Holzarten » comprenant 1 400 espèces de bois, décrit et caractérise (*Hedera quinquefolia*, *H. Helix*, *Panax Murrayi*, *P. elegans*, *Aralia crassifolia*, *A. spinosa*. Moeller (1876) étudie *Fatsia japonica* et *Hedera Helix*, et Solereder (1884), *Fatsia horrida* et *Hedera Helix*. Enfin Sertorius (1893) décrit le bois des *Mastixia*.

Le *périderme* est toujours sous-épidermique ; les observations de Douliot (1889), Weiss (1890), Kuhla (1897), viennent s'ajouter à celles de J. Moeller.

Dans ses travaux sur la *Moelle*, Mentowitch (1885) étudie *Aralia spinosa* et *Hedera Helix*.

Aralia spinosa a une grande moelle à la périphérie de

1. Dans son *Traité de botanique* (2e éd., 1891, t. I, 755-757), M. Van Tieghem considère ces faisceaux comme n'ayant aucun rapport avec les feuilles. « Il faut bien se garder de confondre le cercle de faisceaux médullaires du Phytolaque (*Phytolacca*), des Pipéracées, etc. avec celui des *Begonia* et *Aralia*. Les faisceaux du premier se rendent aux feuilles, ceux du second sont sans rapport avec elles. »

laquelle les faisceaux vasculaires s'enfonçant forment des coins réguliers. Cette moelle est formée de cellules qui perdent peu à peu leur contenu et sont bientôt pleines d'air ou contiennent seulement de l'oxalate de chaux ; ces cellules se lignifient en vieillissant.

Le Lierre a dans ses cellules centrales des cristaux d'oxalate de chaux ; entre les cellules périphériques se trouvent quelques canaux sécréteurs. Dans les rameaux de première année, on trouve quelques cellules isolées ou même quelques groupements cellulaires, complètement vides, à parois desséchées. Le processus se poursuit la deuxième année et les parois cellulaires prennent une coloration brunâtre ; les cellules sécrétrices des canaux perdent leur activité. La troisième année, toutes les cellules de la moelle sont desséchées. Les cellules périphériques sont petites, à parois épaisses et forment un anneau de sclérenchyme interne au bois primaire.

Certaines tiges sont couvertes d'épines ou d'aiguillons. Lothelier (1893) étudie *Aralia spinosa* et *A. mandshurica*. Ces espèces sont intéressantes, car, parmi leurs piquants, les uns vascularisés, pourvus de canaux sécréteurs, parfois même foliacés, sont des épines par conséquent, et les autres, purement corticaux, sont des aiguillons.

C. A. Barber (1892) mentionne les Araliacées comme pouvant présenter à la base de leurs aiguillons des coussinets d'origine péridermique ; l'assise génératrice du périderme est continue à la surface des aiguillons des *Trevesia*.

Les canaux sécréteurs ont été étudiés d'une manière spéciale dans un certain nombre de Mémoires.

Nous avons déjà mentionné un travail de Trécul (1867) ; cet auteur décrit la disposition des canaux sécréteurs dans la racine, la tige et la feuille et signale leur absence dans les *Griselinia* et *Adoxa*, considérés à cette époque comme des Araliacées.

Van Tieghem (1885), rappelant les faits qu'il avait établis en 1871 et en 1872 (Voy. paragraphe *Racine*), et revenant sur des communications faites à la Société Botanique de France, constate que les canaux péricycliques de la racine se prolongent dans toute la tige sous l'endoderme général et appartiennent au péricycle, non au liber.

Carl Müller (1888) signale la présence de canaux sécréteurs dans les dix espèces qu'il étudie : « Comme chez les Ombellifères, je trouve dans les faisceaux du pétiole d'*Hedera Helix*, *Aralia cordata*, *A. edulis*, *A. racemosa*, *A. quinquefolia*, *A. Sieboldi*, *Dimorphanthus mandshuricus*, *Acanthopanax spinosa*, *Oreopanax capitata*, *Gilibertia dentata*, des canaux sécréteurs libériens. Le canal peut ici se présenter dans chacune des régions du phloème; j'en ai vu souvent dans le voisinage immédiat du corps ligneux ». Le nombre des cellules sécrétrices qui se voit en coupe transversale varie de 3 à 7. L'auteur a observé une seule fois un canal bordé de 3 cellules dans l'*Hedera*; habituellement il y a 4 cellules autour du canal dans cette espèce et, dans les autres espèces, le nombre 5 est le plus fréquent. Ces canaux s'observent même dans les faisceaux épars situés dans la moelle de certaines espèces. Ils ne sauraient donc être péricycliques.

Dans un travail intitulé « Die mecanische Scheiden der Secretbehälter » et n'ayant qu'une très faible part d'originalité, Möbius revient à la structure des canaux sécréteurs de la tige du Lierre : les canaux sécréteurs de l'écorce primaire sont entourés d'une gaine dont les cellules sont plus petites et plus épaisses que les autres cellules de l'écorce ; les canaux libériens n'ont pas de gaine différenciée; les canaux médullaires sont aussi entourés de cellules à parois un peu plus épaisses.

L'étude des canaux sécréteurs doit permettre de déterminer la position de certains genres douteux :

Van Tieghem (1885) constate que les *Curtisia* et les *Helwingia* sont complètement dépourvus de système sécréteur; ils doivent être rangés parmi les Cornacées. Les *Arthrophyllum* doivent être maintenus dans les Araliacées, non seulement par la disposition de leurs canaux sécréteurs, mais par toute leur structure, notamment par leur collenchyme continu. Le genre *Mastixia* est dépourvu de collenchyme et de canaux dans l'écorce. Le collenchyme est remplacé par des cellules scléreuses groupées dans la zone externe, isolées dans la zone interne. Le péricycle, dépourvu de canaux, comprend des fibres formant une couche presque continue. Chaque faisceau de la tige renferme dans la pointe de son bois, contre la moelle, un canal sécréteur

très large. Pour passer dans la feuille sept faisceaux quittent la tige, entraînant chacun leur canal sécréteur. Par la présence de canaux ligneux, le séjour des faisceaux dans l'écorce, et la stratification du liber, les *Mastixia* rappelleraient plutôt les Diptérocarpacées.

Burck (1887) est d'avis que les *Mastixia* ne sont pas des Diptérocarpacées, bien qu'assez affines ; on n'y trouve pas de canaux dans le bois secondaire, les feuilles y sont opposées (toujours alternes dans les Diptérocarpacées) et la disposition des faisceaux dans le pétiole y est différente.

Sertorius (1894), malgré des différences importantes, considère les *Mastixia* comme des Cornacées ; la présence de vaisseaux rayés dans le bois secondaire des *Mastixia*, le revêtement de poils unicellulaires à deux bras comme chez *Cornus* et *Corokia* sont les principaux caractères sur lesquels s'appuie cet auteur, qui néglige, d'autre part, la présence des canaux sécréteurs.

La *Feuille* a fait l'objet d'un petit nombre de travaux :

Trécul (1867) décrit rapidement le pétiole de quelques espèces et constate que les « vaisseaux propres » se rencontrent dans toutes les nervures et s'anastomosent comme elles, en réseau ; pourtant, chez *Panax Lessonii* et *crassifolicus*, les canaux n'existent pas dans les nervures secondaires.

C. De Candolle (1879) prend pour types les pétioles d'*Aralia spinosa*, *A. pubescens* et *Hedera Helix;* l'auteur insiste sur la présence, dans les deux premières espèces, de nombreux faisceaux médullaires qui « affectent une disposition remarquable, ils s'accroissent en sens inverse de ceux du système principal en dedans duquel ils constituent un cercle complet. Chaque faisceau du cercle interne est adossé à l'un de ceux du système principal. Celui-ci est fermé dans les nervures principales aussi bien que dans le rachis. » Cette structure ne se retrouve pas dans le Lierre qui est dépourvu de faisceaux intramédullaires.

Weiss (1883) signale la présence d'un double cercle de faisceaux dans le pétiole de *Aralia edulis*, et Müller (1888) fait la même remarque pour *Dimorphanthus*. Petit (1887), dans son mémoire sur le pétiole des Dicotylédones, décrit et figure les pétioles d'*Aralia spinosa*, *Fatsia papyrifera*, *Fatsia japonica*, *Panax filicifolia*, *Hedera Helix;* d'après lui, le pé-

tiole des Araliacées présente toujours une couche collenchymateuse sous-épidermique, des mâcles, et un canal sécréteur dorsal pour chaque faisceau périphérique.

Lalanne (1890) étudie les feuilles d'*Hedera Helix* et d'*H. arborea*, insistant surtout sur le trajet des faisceaux et sur la nervation. Si on examine successivement toutes les feuilles d'un rameau florifère, on constate que la structure se simplifie de plus en plus à mesure que la feuille est plus récemment formée, et que la dernière feuille, située au-dessous de l'inflorescence, a l'organisation la plus simple. Le plan de cette structure est pourtant toujours le même, la feuille prend toujours 7 méristèles à la tige mère et ces 7 méristèles, se divisant ou non, viennent toujours se placer suivant un arc dans le pétiole.

Borzi (1887) constate la formation de lenticelles foliaires sur *Tetrapanax papyrifer* et *Aralia Sieboldii*, plantes à grandes feuilles persistantes.

Harms (1895) signale la présence de poches sécrétrices dans le limbe des espèces du genre *Gilibertia*, à l'exception du *G. Protea*.

Solereder (1899), dans son ouvrage classique sur l'anatomie comparée des Dicotylédones, en résumant les recherches publiées avant lui, se félicite de pouvoir présenter les observations inédites de Bachmann sur la structure du limbe, les Araliacées étant encore très incomplètement connues :

L'épiderme présente des caractères variés suivant les espèces; les stomates, dépourvus de cellules annexes, sont toujours localisés dans l'épiderme inférieur. On observera parfois, sous l'épiderme supérieur, un hypoderme variable avec les espèces. Des cristaux d'oxalate de calcium en druses se rencontrent dans le mésophylle et très rarement dans l'épiderme (*Heptaleurum Corona Sylvae* et *H. elatum*). Certaines espèces sont pourvues de poils ou de papilles de différentes formes.

II. *Racine*. — Les travaux sur la racine sont peu nombreux.

Trécul (1867) donne une description confuse de la structure des racines d'*Aralia edulis*, *racemosa*, *chinensis*.

C'est M. Van Tieghem, dans son célèbre Mémoire sur « la

Racine » (1870), et dans son « Mémoire sur les canaux sécréteurs » (1872) qui, le premier, décrivit la structure de la racine des Araliacées.

Les Araliacées (*Hedera Helix*, *Aralia Sieboldii*) présentent, suivant les racines, 2, 3, jusqu'à 6 faisceaux ligneux alternant avec autant de faisceaux libériens. Le Lierre possède de 4 à 6 faisceaux ligneux courts s'appuyant à la périphérie d'un gros prisme conjonctif aux angles duquel ils correspondent et qui se fibrifie de bonne heure. Le péricycle (membrane rhizogène) se partage vis-à-vis des faisceaux vasculaires, en arcs oléifères contenant de 3 à 7 canaux sécréteurs; il présente également vis-à-vis des faisceaux libériens un méat oléifère pentagonal ou hexagonal contenant une huile qui semble différente de celle contenue dans les canaux supraligneux. Cette disposition de l'appareil sécréteur entraîne un changement dans la position des radicelles qui naissent entre les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux : s'il y a dans la racine *n* faisceaux vasculaires et libériens, les radicelles s'insèrent sur 2 *n* génératrices alternes avec ces faisceaux.

La naissance des radicelles a été étudiée par Van Tieghem et Douliot (1888) qui ont, pour l'origine des racines adventives du Lierre vérifié les observations de Lemaire (1886). Ces racines naissent aux dépens de l'arc rhizogène qui, se cloisonnant deux fois tangentiellement, isole 3 groupes d'initiales. Le mamelon radiculaire est accompagné jusqu'à la sortie par une *poche digestive* simple formée par l'endoderme. Les exemples donnés (*Hedera Helix*, *Paratropia umbraculifera*, *Aralia crassifolia*, *Fatsia papyrifera*) montrent la généralité des faits oservés, et n'indiquent que des variations de détail dans le nombre des faisceaux, l'épaisseur du péricycle (triple chez *A. crassifolia*), etc.

La racine terminale, d'après Eriksson (1877) et Flahault (1878) a au sommet des initiales communes à l'épiderme et à l'écorce.

III. *Fleur*. — Nous ne connaissons pas de recherches anatomiques sur la fleur.

M. Van Tieghem (1898) a constaté que l'ovule des *Ombellifères* et des *Araliacées*, pendant, hyponaste, possédait un seul tégument, que le nucelle était complètement résorbé dans l'ovule | complètement développé, et que par conséquent ces

plantes avaient leur ovule semblable à celui de la plupart des Gamopétales.

Nous avons, à propos du genre *Dizygotheca* (1905), exposé la structure de ses étamines qui sont pourvues de 8 sacs polliniques et ne possèdent pas d'assise mécanique sous-épidermique.

La graine possède un tégument très mince ; Godfrin (1880) étudiant l'*Aralia racemosa* constate que « les baies de cette plante contiennent chacune 5 graines dont les téguments très solides se composent de 5 couches ». Mais les couches externes étant simplement juxtaposées et sans continuité avec les couches profondes, l'auteur se demande si ces couches ne constitueraient pas le noyau très mince d'un fruit drupacé.

La question était pourtant résolue depuis longtemps ; nous avons vu l'opinion émise par R. Brown et Bennett. Ajoutons que Buchenau, dès 1864, s'exprime de la manière suivante : « la couche charnue, mince, est limitée par une couche pergamenteuse, membraneuse, ayant la consistance du papier et qui *appartient en propre au fruit* et non à la graine. Si on découpe le fruit, on trouve 5 corps qui semblent être 5 graines, mais les graines ne sont qu'à l'intérieur de cette couche qui les recouvre et fixées à l'angle interne. Ce noyau ressemble ainsi à celui du café ».

Ducamp (1902), par l'étude du développement, vérifie les observations de R. Brown, Bennett et Buchenau et décrit le spermoderme (tégument et endocarpe) d'un certain nombre d'espèces.

L'albumen, très développé, est souvent ruminé dans quelques genres, dont le Lierre est le type.

Hegelmaier (1886) et Ducamp (1902) ont étudié la rumination de l'albumen ; celle-ci est due à l'inégale résistance à la digestion de l'épiderme interne du tégument. Les cellules épithéliales épaisses, cutinisées, sont inégalement digérées et « dès que cèdent quelques points de l'enveloppe qui limite le sac, celui-ci s'étend immédiatement, forme hernie, et l'ovule présente des plissements plus ou moins profonds. Il s'ensuit que la rumination est le résultat d'une structure spéciale de l'épiderme interne du tégument ».

Ducamp a suivi et décrit avec précision la formation des ovules et le développement de l'embryon. Ainsi que Payer (1857) l'avait déjà observé, l'auteur constate qu'il y a morphologiquement 2 ovules dans chaque loge de l'ovaire, mais qu'un des ovules avortait de bonne heure faute de place. Chez *Fatsia japonica*, l'ovule avorté atteint son maximum de développement, présentant un bourrelet indiquant le tégument.

A maturité de la graine, l'embryon très petit, mais bien différencié, est placé au voisinage du micropyle. C'est par erreur, en prenant une graine commençant à germer, que Koch décrit un grand embryon dans le Lierre. Ichimura (1896) a dû faire la même erreur pour les graines de *Panax Ginseng* dans un Mémoire publié en japonais et ne contenant, à notre connaissance, qu'une simple description des graines de *Ginseng*, sans présenter de faits intéressants.

Les fruits semblent être dans certains cas parthénocarpiques : les *Boerlagiodendron*, d'après Beccari, ont régulièrement des fruits stériles groupés en ombelle à l'extrémité d'axes principaux, longuement dépassés par deux axes latéraux terminés par une ombelle normale fertile. Comme ces axes principaux sont en ombelle, les petites ombelles de fruits parthénocarpiques sont situées profondément dans l'inflorescence. Ces fruits étant très recherchés par les colombes, celles-ci se maintiennent sur l'inflorescence en battant des ailes; les corolles en calyptre se trouvent détachées, le pollen dispersé, et la fécondation croisée peut se produire.

D'autres plantes doivent être également parthénocarpiques, certains *Tieghemopanax* par exemple, qui ont leurs fruits développés, surmontés encore d'une corolle intacte non ouverte, et dans lesquels nous n'avons jamais observé de graine.

Une figure de *Cuphocarpus*, donnée dans « l'Histoire naturelle de Madagascar », montre un fruit développé surmonté d'une corolle non épanouie et contenant une graine mûre. Les fleurs seraient alors, dans ce cas, cléistogames, mais nous croyons cette observation erronée.

La *pollinisation* doit souvent être directe, notamment dans de nombreuses espèces à corolle en calyptre ; pourtant les *Myodocarpus* ont une corolle calyptrée mais très caduque, de

sorte que les étamines se trouvent dégagées avant leur déhiscence ; la fécondation croisée est donc possible. L'*Aralia racemosa*, d'après Förste (1882), est protandre ; les pétales et les étamines tombent bien avant que l'ovaire soit fécondable. La fécondation croisée est ainsi rendue nécessaire.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES CARACTÈRES DE CLASSIFICATION

Il résulte, de tous les travaux que nous venons d'énumérer ci-dessus, que les Araliacées sont des plantes caractérisées : 1° par leurs fleurs régulières, à corolle dialypétale, à ovaire infère, contenant dans chaque loge un seul ovule pendant, anatrope, à raphé interne, à nucelle transitoire et pourvu d'un seul tégument ; 2° par leur fruit toujours drupacé ; 3° par la présence de canaux sécréteurs péricycliques dans tous leurs organes.

La famille, en outre de cette organisation générale constante, présente une grande diversité de caractères qui peuvent servir dans la classification et que nous allons examiner rapidement.

I. *Caractères de morphologie externe.* — a. *Fleur.* — La fleur présente toute une série de variations :

1° *Dans le type floral.* — Les fleurs, dans la plupart des cas, sont pentamères au moins dans leur périanthe et dans leur androcée. Il existe un certain nombre d'espèces ou de genres dans lesquels la fleur est construite sur un type supérieur au type 5, mais ce caractère, quoique constant, n'a pas une importance très grande : on ne saurait, par exemple, grouper ensemble toutes les plantes qui le possèdent, car ces plantes sont, le plus souvent, inséparables d'autres types à fleurs pentamères. On rencontre aussi parfois des espèces à fleurs tétramères ; nous avons souvent trouvé dans une même inflorescence des fleurs 5-mères et des fleurs 4-mères.

2° *Dans le périanthe.* — Le *calice*, soudé à l'ovaire, peut avoir ses pièces plus ou moins développées, souvent presque nulles

au-dessus de cet ovaire. La forme et le développement des sépales sont constants dans une même espèce, mais souvent variables dans les espèces d'un même genre.

La *préfloraison de la corolle* joue, pour les auteurs, un rôle de premier ordre; Seemann la prend uniquement pour caractériser la famille dont il élimine de la sorte des plantes qui ne sauraient en être séparées, notamment les *Aralia*, tandis qu'il y incorpore des Ombellifères. Bentham et Hooker, ainsi que Harms, attachent à cette préfloraison une importance primordiale, pour délimiter les tribus. Harms constate pourtant que ce caractère est assez incertain : il range le genre *Fatsia* à la fois dans les Schefflerées (pétales valvaires) et dans les Araliées (pétales imbriqués) ; le genre *Acanthopanax* présente les deux types de préfloraison. Seemann, lui-même, a placé dans ses Hédéracées les *Pentapanax* et *Horsfieldia* (*Harmsiopanax*) dont la corolle est légèrement imbriquée. Il ne semble donc pas qu'il y ait lieu d'attribuer à la préfloraison l'importance qu'on doit y attacher dans d'autres familles et on ne peut songer à établir une division en tribus sur ce seul caractère; on obtiendrait des groupements hétérogènes, tandis que des plantes très voisines pourraient se trouver séparées.

La *forme des pétales*, qui dans toutes les espèces sont à large base et qui dans un très petit nombre de cas sont ongulés comme chez les Ombellifères, pourra nous fournir aussi des indications pour le groupement des genres.

Les pétales sont souvent cohérents en une calyptre qui tombe d'un seul bloc à l'épanouissement de la fleur; la corolle n'en est pas moins toujours morphologiquement dialypétale.

3° *Dans l'androcée.* — L'androcée est isostémone dans la grande majorité des cas, et jamais le nombre des étamines n'est inférieur à celui des pièces du périanthe.

Il existe des plantes dans lesquelles les étamines forment plusieurs verticilles ou sont en nombre indéfini. Ce caractère capital est en même temps des plus précis ; c'est peut-être le plus important de tous ceux que nous avons vus jusqu'ici. Les anthères toujours introrses, dorsifixes, ont 4 sacs polliniques, sauf dans deux genres où elles présentent 8 sacs.

4° *Dans le gynécée.* — On peut trouver dans la famille des

types de fleurs à 1 carpelle et des types à 100 carpelles. Nous pourrons donc distinguer dans les fleurs plusieurs catégories :

α. Les fleurs dans lesquelles le nombre des carpelles est supérieur à celui des pièces du périanthe.

β. Les fleurs dans lesquelles le nombre des carpelles est égal à celui des pièces du périanthe ou presque égal (de 3 à 5 carpelles dans les fleurs pentamères).

γ. Les fleurs qui n'ont, d'une manière constante, que 2 carpelles comme celles des Ombellifères.

δ. Enfin les fleurs qui n'ont qu'un seul carpelle.

Les styles peuvent dans certains cas fournir des indications précieuses; ils présentent des caractères assez constants. Parfois nuls ou très courts, ils peuvent être très allongés, libres ou soudés tantôt en partie, tantôt sur toute leur longueur. Ils persistent toujours sur le fruit et peuvent même s'accroître en même temps que lui.

La structure et la disposition de l'ovule sont constantes, nous n'avons donc pas à nous en occuper.

Le nombre des ovules est morphologiquement de deux par carpelle, mais un des ovules avorte de bonne heure faute de place, de sorte qu'un carpelle arrivé à son complet développement ne contient qu'un seul ovule. Le second ovule peut être assez développé chez *Fatsia* ; les deux ovules sont même égaux chez *Wardenia*, genre à ovaire uniloculaire.

Un caractère important peut être fourni par le pédoncule floral. La fleur est, dans beaucoup d'espèces, continue avec le pédoncule ; mais il existe de nombreux cas où la fleur est articulée à la façon d'un petit condyle sur le pédoncule. L'articulation correspond vraisemblablement à l'insertion de petites bractées ; ces bractées sont rarement développées, formant à la base de l'ovaire un calicule. Cette articulation est généralement située directement sous l'ovaire ; elle peut se trouver au milieu du pédoncule, ou même, dans le genre *Bonnierella*, tout à fait à sa base. Nous verrons plus loin que le caractère de l'articulation ou de la non-articulation du pédoncule floral entre en ligne, dans la constitution des genres et des tribus. Ce caractère joue peut-être un rôle dans la dissémination des

espèces; les fruits articulés, se détachant facilement, doivent être entraînés beaucoup plus loin qne les autres qui, fixés fortement au pédoncule, doivent pourrir et laisser simplement tomber les graines au pied de l'arbre.

b. *Fruit et graine.* — La forme de la drupe, la consistance des noyaux, méritent d'être utilisées dans la distinction des espèces.

L'embryon, petit, situé toujours au sommet de la graine, est malheureusement connu dans un trop petit nombre d'espèces, malgré les belles recherches de L. Ducamp (1902), pour que nous puissions l'utiliser dans la classification des groupes.

L'albumen nous fournira, en revanche, des caractères de premier ordre :

1° Il peut être lisse;

2° Il peut être ruminé, et cela de deux manières différentes, tantôt par inégale digestion du tégument, ainsi que nous l'avons résumé, d'après Hegelmayer et Ducamp, tantôt par des saillies internes du noyau qui s'impriment à la surface de la graine. Nous dirons, pour abréger, qu'il est *ruminé par digestion* dans le premier cas et *ruminé par pénétration* dans le second cas. Ces deux modes de rumination sont très différents et doivent être nettement distingués dans la classification naturelle. Nous maintiendrons, toutefois, la dénomination générale d'albumen ruminé pour ne pas en restreindre le sens habituel.

Les types de graines à albumen profondément ruminé par le noyau se relient aux types à albumen lisse par de nombreux intermédiaires dans lesquels l'albumen est plus ou moins sillonné par des saillies légères du noyau.

Le mode d'inflorescence pourra être utilisé, mais nous aurons l'occasion de voir qu'à lui seul il ne pourra définir un genre et sera le plus souvent subordonné à d'autres caractères.

Les fleurs sont le plus fréquemment en ombelles ou capitules. Ces ombelles ou capitules sont groupés eux-mêmes en panicules ou en ombelles. Très rarement les ombelles sont isolées (divers *Acanthopanax*). Enfin les fleurs peuvent être en épis ou en grappes diversement groupés; dans le *Cussonia Boivini* elles forment un épi simple terminant le rameau, mais

le cas est très rare. Nous verrons aussi que les *Osmoxylon* et *Boerlagiodendron* ont un mode d'inflorescence assez particulier. Ces types d'inflorescence sont assez constants et bien caractéristiques pour certaines espèces. Il y a pourtant des genres, notamment les *Tieghemopanax*, les *Schefflera* qui ont des espèces à fleurs en ombelles, d'autres à fleurs en capitules, d'autres enfin à fleurs en grappes.

c. *Appareil végétatif.* — Les organes végétatifs ne méritent pas non plus d'être négligés, et présentent quelques particularités dont quelques-unes devront être retenues pour la constitution des genres.

On peut distinguer pour la forme des feuilles deux types irréductibles l'un à l'autre; dans le premier, les feuilles sont composées-pennées, ou simples, penninerves; dans le second, les feuilles sont composées-palmées, palmatilobées ou simples palminerves.

Ces feuilles sont presque toujours alternes; très rarement elles sont opposées (*Cheirodendron*). Le genre *Panax* se sépare de tous les autres genres de la famille par ses feuilles réunies en un verticille.

II. *Caractères anatomiques.* — Jamais aucun caractère anatomique n'a été employé dans la classification de la famille qui, de ce fait, est nécessairement incomplète. Une classification, à moins de n'avoir d'autre prétention que d'être une clé dichotomique commode, doit faire appel à tous les caractères morphologiques, aussi bien internes qu'externes, des êtres étudiés. Depuis de nombreuses années les zoologues attachent une importance considérable à la structure interne des animaux et appliquent à la classification non seulement l'anatomie, mais le développement.

L'exemple des Araliacées montre, après beaucoup d'autres, que malgré les nombreux travaux dont M. Van Tieghem fut l'initiateur, la systématique végétale est encore en retard sur la classification zoologique.

La présence de canaux sécréteurs, leur disposition dans le péricycle sont, pour la famille, des caractères de la plus haute valeur, absolus, aussi importants que tous ceux qu'on peut tirer de la fleur.

Nous nous sommes appliqué à étudier la structure de l'appareil végétatif qui présente, comme nous le verrons, une série de variations intéressantes. Étant donnée la petite quantité de racines dont nous avons pu disposer, nos recherches ont dû se borner à l'anatomie de l'appareil aérien.

Sous l'influence du milieu extérieur, des modifications plus ou moins profondes peuvent se faire sentir dans l'organisation interne des végétaux ; les travaux de M. Bonnier et de son école sont là pour le démontrer. Pourtant, il existe des caractères constants, fixés par une longue hérédité, qui semblent toujours résister aux influences extérieures.

C'est ainsi, par exemple, que la disposition des faisceaux dans le pétiole pourra nous fournir des indications de premier ordre. Un Lierre présentera toujours dans son pétiole des faisceaux disposés en un seul cercle, qu'il vienne de diverses régions de l'Europe, de l'Amérique du Sud, ou du plateau des Nillghiris. — Alors que, par exemple, on pourra hésiter pour la répartition d'espèces critiques entre les genres *Acanthopanax* et *Brassaiopsis*, le doute ne pourra subsister quand on connaîtra la structure si différente du pétiole dans ces deux genres.

La disposition des faisceaux dans le pétiole, que ces faisceaux soient épars ou qu'ils soient disposés suivant un cercle, semble être indépendante de la surface du limbe. Qu'on examine les premières feuilles, petites, cordées, d'une plantule de *Fatsia* ou des feuilles de grandes dimensions, palmatilobées, prises sur une plante adulte, la structure du pétiole sera schématiquement la même.

L'anatomie du bois secondaire peut également fournir d'excellents caractères pour la classification ; de ce que la périodicité végétative, due à l'alternance saisonnière, retentit sur la structure du bois secondaire en lui donnant une différenciation annulaire, on pourrait déduire que les cellules issues du cloisonnement de l'assise génératrice subissent un sort très variable suivant les influences ambiantes.

Les recherehes de nombreux auteurs (Houlbert, Moeller, Nordlinger, Solereder, Van Tieghem, etc.) montrent qu'au contraire le bois secondaire présente une organisation constante dans une espèce déterminée et que le « plan ligneux » est tou-

jours le même. « Le bois secondaire offre des caractères de tout premier ordre pour la classification; par sa constitution chimique, par sa position à l'intérieur de la tige, il est susceptible de résister plus que tout autre tissu. » (Houlbert, 1892.)

Nous aurons également à tenir compte des variations de position des canaux sécréteurs, de leur diamètre, etc.

En revanche, l'épaisseur du collenchyme, celle des fibres péricycliques ainsi que celle du tissu palissadique de la feuille ne sauraient nous servir beaucoup, étant donnée leur variabilité.

La structure du limbe ne nous sera généralement pas d'un grand secours : la présence d'un « hypoderme » sous l'épiderme supérieur pourra être retenue dans certains cas. Un fait particulièrement intéressant est la présence de poches sécrétrices dans la feuille; ces poches sont caractéristiques du genre *Gilibertia*.

Malgré tous les caractères que nous venons d'énumérer, la famille est d'une très grande homogénéité et on peut dire qu'entre deux types extrêmes comme les *Tupidanthus* à cent carpelles et les *Cuphocarpus* monocarpellés il existe toute une série d'intermédiaires.

La famille étant très homogène, la délimitation des genres est très délicate et varie notablement avec les auteurs. Beaucoup de botanistes connaissant mal le groupe ont décrit des espèces en les rangeant arbitrairement dans tel ou tel genre. On comprend, dès lors, qu'une grande confusion règne encore dans la famille et que la synonymie soit assez considérable.

Seemann, dans ses recherches, a multiplié à l'excès les genres, séparant souvent des espèces très voisines, d'après des caractères minimes ou arbitraires.

Les travaux de Baillon contiennent un certain nombre d'inexactitudes et ont certainement rendu plus confuse la classification de la famille. Cet auteur range dans un même genre les éléments les plus disparates; il suffit pour s'en rendre compte, de lire dans son « Histoire des plantes » la description du genre *Aralia* (tome VII, p. 151). Il désigne, sous le nom d'*Aralia*, des espèces à pétales valvaires ou imbriquées, à fleurs articulées ou non, à albumen ruminé ou

non, à feuilles simples palmatilobées, composées-palmées ou composées-pennées, alternes ou verticillées. Il n'est donc pas possible de comprendre la notion que Baillon se fait du genre *Aralia*; on se demande pourquoi cet auteur en a maintenu d'autres à côté, et pourquoi il n'a pas réuni en un seul genre toutes les Araliacées.

D'autre part, si M. Harms a renoncé à distinguer des tribus homogènes, il a du moins le mérite d'avoir établi des genres bien nets et généralement très naturels. La monographie faite par ce savant est la plus claire qui ait été publiée et n'aurait jamais eu à être reprise si l'anatomie de la famille avait été connue lors de l'apparition de cette publication.

Nous suivons M. Harms, dans la plupart des cas, en évitant de donner aux genres une conception trop étroite ou de réunir dans un même genre, sous prétexte de variation, les espèces les plus différentes.

On parle du reste de variations sans se rendre compte de leur étendue : la méthode de classification de Baillon montre que cet auteur supposait implicitement une variabilité considérable de tous les organes, et cela parce que la famille est homogène et naturelle et qu'on n'observe pas de sauts brusques en passant d'un genre à l'autre. Les documents précis sur le polymorphisme manquent généralement, et les auteurs ont parfois réuni en une seule plusieurs espèces qu'on avait distinguées antérieurement, en supposant que leurs caractères distinctifs étaient négligeables et variables; les mêmes auteurs ont pu insister sur des caractères qui avaient semblé minimes à leurs prédécesseurs. On doit, du reste, se tenir en garde contre les échantillons d'herbier souvent uniques, jamais assez nombreux, qui peuvent présenter des caractères exceptionnels ou anormaux.

Cette question est, on le voit, très délicate, et il faudrait pour établir une bonne classification pouvoir se rendre compte *de visu* de l'étendue des variations. L'idéal serait évidemment de suivre un certain nombre de générations pour quelques espèces et de tracer un certain nombre de courbes de variations, analogues à celles que Heincke a données pour les Harengs, que les botanistes scandinaves ont établies pour diverses plantes

cultivées, et que M. Blaringhem, en France, dresse pour les Orges. On pourrait de la sorte apprécier, pour la distinction des espèces, la valeur de caractères ayant, pour certains botanistes, une importance primordiale et pour d'autres, au contraire, une valeur très secondaire.

En attendant que ce travail ait pu être accompli, nous croyons, faisant appel aux caractères de morphologie externe et interne, pouvoir proposer un certain nombre de tribus naturelles déterminées par un faisceau de caractères communs.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DES TRIBUS

I. — PSEUDOPANACINÉES

Acanthopanax. — *Pseudopanax.* — *Nothopanax.* — *Cheirodendron.* — *Astrotricha.* — *Stilbocarpa.* — *Fatsia.*

Genre Acanthopanax [1].

Les *Acanthopanax* sont tous de petits arbrisseaux rameux à feuilles membraneuses, le plus souvent composées-palmées avec un petit nombre de folioles ; très fréquemment ces arbrisseaux portent des aiguillons analogues à ceux des ronces. Les inflorescences sont en général très réduites : ce sont des ombelles parfois isolées à l'extrémité des rameaux, parfois axillaires. Les fleurs sont pentamères ; l'androcée a toujours un seul verticille d'étamines ; l'ovaire comprend 2 carpelles ou 5 carpelles que surmontent autant de styles libres ou soudés. La partie supérieure de cet ovaire (disque) est plane ou légèrement surélevée. Le fruit, cordiforme, aplati ou globuleux, a un exocarpe mince ; la graine a un albumen non ruminé. Le pédoncule floral est, suivant les espèces, légèrement articulé ou inarticulé. La préfloraison de la corolle, le plus souvent valvaire, est quelquefois imbriquée.

Les différents auteurs sont loin d'être d'accord sur la délimitation de ce genre, car certaines espèces rangées, suivant les uns, parmi les *Acanthopanax*, sont, suivant les autres, rapportées à d'autres genres, plus ou moins voisins.

En effet, on classe en général, dans un genre appelé *Kalopanax* [2],

1. Créé par Decaisne et Planchon (1854) qui en faisaient un sous-genre de *Panax* ; genre pour Miquel (1863).
2. Créé par Miquel (1863, p. 16).

des espèces qui ne diffèrent guère des *Acanthopanax* que par leurs inflorescences amples. Or, la plante décrite sous le nom de *K. sciadophylloides*, par exemple, peut présenter des inflorescences très réduites, tandis que l'*A. innovans* a parfois des inflorescences assez grandes. Il est difficile d'établir une distinction générique sur un tel caractère isolé.

Une plante, décrite par Hemsley sous le nom d'*A. diversifolius* (= *Panax Davidi* Franchet), a été considérée par Harms comme un *Nothopanax* à cause de ses inflorescences amples l'éloignant des *Acanthopanax*, et de ses fleurs légèrement articulées qui l'éloignent des autres espèces de *Kalopanax*.

Enfin deux espèces, connues seulement par une description de Miquel, sont reportées par Harms avec doute dans le genre *Brassaiopsis*.

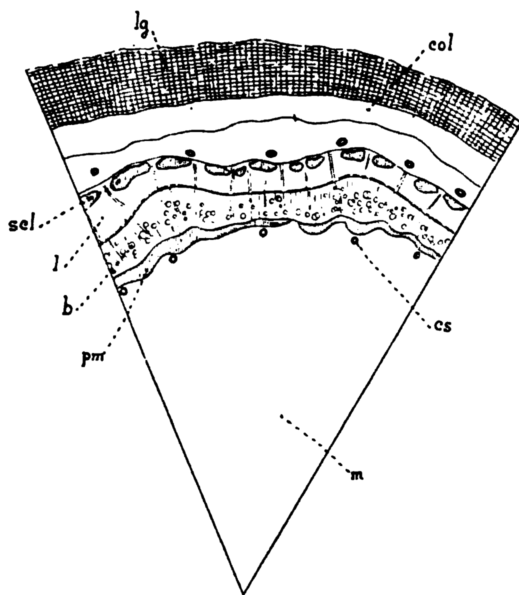


Fig. 1. — Schéma d'une coupe transversale de tige d'*Acanthopanax sessiliflorus*. — *lg*, liège ; *col*, collenchyme ; *scl*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle ; *cs*, canal sécréteur.

Examinons par l'étude de quelques espèces, si les caractères anatomiques ne peuvent pas, dans une certaine mesure, nous permettre de préciser avec plus d'exactitude l'étendue du genre *Acanthopanax* et d'établir un certain ordre dans cette question si confuse.

Acanthopanax sessiliflorus. — 1° *Tige* (fig. 1) : L'examen d'un rameau jeune montre que, sous le périderme, qui est de formation assez précoce, l'écorce forme, dans la moitié de son épaisseur, une couche continue de collenchyme. La couche parenchymateuse de l'écorce est seule pourvue de canaux sécréteurs à faible diamètre.

La stèle est limitée par un péricycle différencié en arcs

fibreux vis-à-vis des faisceaux libéroligneux; ces derniers, nombreux et rapprochés, sont séparés par des rayons larges. Le bois est riche en vaisseaux, et le liber présente des canaux sécréteurs très petits. A l'intérieur du bois la zone périmédullaire est entièrement lignifiée. La moelle, large, a des cellules réduites à leur mince paroi cellulosique et ayant perdu leur contenu; elle présente de place en place, tout contre le sclérenchyme périmédullaire, un petit canal sécréteur.

2° *Feuille* (fig. 2) : Les feuilles, trifoliolées, possèdent de courts pétiolules et de larges folioles membraneuses, dentées. Sur le pétiole on observe un ou deux aiguillons courts, et vers la base de chaque côté de la gaine deux autres aiguillons qui rappellent des stipules transformées.

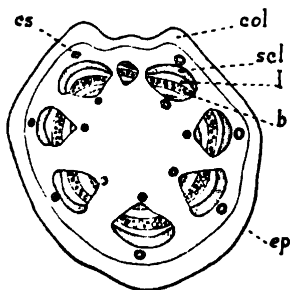


Fig. 2. — Schéma d'une coupe transversale du pétiole d'*Acanthopanax sessiliflorus*. — *col*, collenchyme; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois; *ep*, épiderme; *cs*, canal sécréteur.

Le pétiole (2 millimètres de diamètre en section transversale) présente sur la face ventrale une carène médiane et deux sillons latéraux. Les faisceaux méristéliques, isolés, au nombre de huit, sont disposés sur un seul cercle; le faisceau médian ventral étant de beaucoup le plus petit. Les cellules voisines sont lignifiées. Les canaux sécréteurs, de faible diamètre, sont disposés en dedans et en dehors des faisceaux, dans le plan médian de chacun d'eux.

Acanthopanax spinosus. — Cette espèce est très différente comme port de la précédente; la tige principale présente de place en place de petits piquants engainants, à l'aisselle desquels se développent de petits rameaux très courts et épais; ce sont ces petits rameaux qui portent les feuilles.

1° *Tige :* La structure de la tige principale est très voisine de celle de l'*Acant. sessiliflorus*; la moelle est moins large et est dépourvue de système sécréteur périphérique. Les rameaux courts ont une organisation différente : les cellules de la moelle conservent leur contenu; le parenchyme cortical contient une très grande quantité de mâcles en oursins d'oxalate de calcium, enfin le nombre des vais-

seaux du bois est plus réduit que dans la tige principale.

2° *Feuille :* L'aiguillon, qui par sa position semble indiquer une feuille transformée, n'est pas vascularisé, et, sauf dans l'épiderme, montre des éléments tous également lignifiés. Le périderme et le collenchyme forment une couche ininterrompue à la surface de la tige et passent en dessous de l'aiguillon qui est sans relation avec la stèle et n'a pas la valeur d'une feuille. Le pétiole des feuilles, beaucoup plus grêle que dans l'espèce précédente, est fortement replié en gouttière; il ne compte que 5 faisceaux méristéliques; le collenchyme est composé d'une ou deux assises de cellules. Le limbe, très mince, a une nervure médiane à peine saillante avec un petit faisceau libéroligneux.

Acanthopanax divaricatus. — 1° *Tige :* La structure de la tige est, à s'y méprendre, celle de l'*Acanth. sessiliflorus*, cependant la moelle ne possède pas de canaux sécréteurs périphériques. La zone périmédullaire forme des arcs fibreux bien prononcés vis-à-vis des faisceaux du bois.

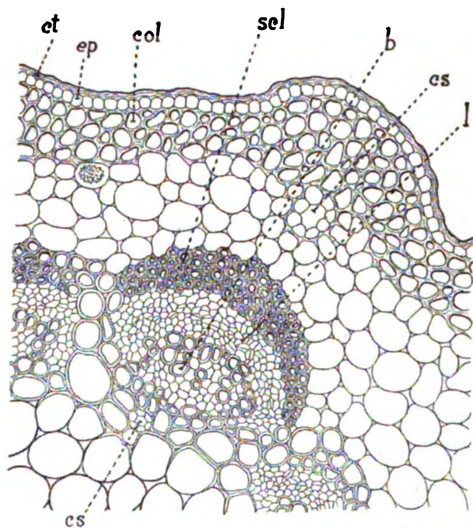


Fig. 3. — Portion d'une coupe transversale du pétiole d'*Acanthopanax aculeatus*. — *ct*, cuticule; *ep*, épiderme; *col*, collenchyme: *scl*, fibres péricycliques; *b*, bois; *cs*, canal sécréteur; *l*, liber.

2° *Feuille :* L'organisation de la feuille est la même que celle des espèces précédentes : le pétiole possède 7 faisceaux à peu près égaux; pétiole et limbe sont recouverts de poils pluricellulaires unisériés qui n'existent pas dans les *Acanth. sessiliflorus* et *spinosus*. La nervure médiane possède sur sa face supérieure une crête collenchymateuse saillante.

Acanthopanax aculeatus. — 1° *Tige :* Le même type de tige se rencontre encore dans l'*A. aculeatus*, mais à la périphérie de la moelle il existe de petits canaux sécréteurs.

2° *Feuille* (fig. 3 et 4) : Le pétiole, à forte dépression sur la face ventrale, possède 5 faisceaux méristéliques beaucoup plus rapprochés les uns des autres que dans les espèces précédentes ; le parenchyme central y est plus réduit. Le limbe, identique aux précédents, possède une nervure médiane à peine saillante avec un petit faisceau libéroligneux.

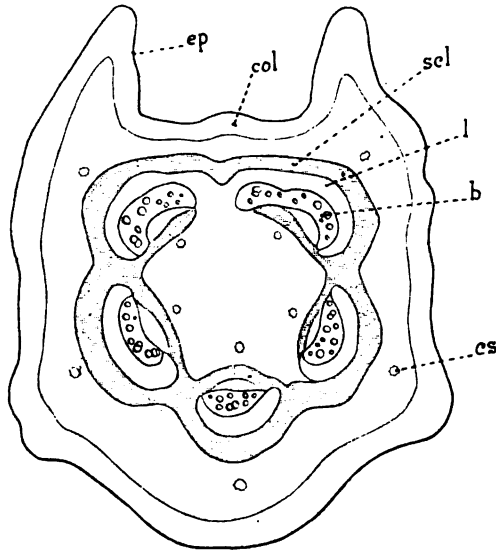


Fig. 4. — Schéma d'une coupe transversale du pétiole d'*Acanthopanax aculeatus*. — Mêmes lettres que pour la figure précédente.

L'étude des espèces types de l'ancien genre *Kalopanax* va nous montrer que si leurs caractères morphologiques ne permettent guère de les séparer génériquement des précédentes, les caractères anatomiques ne permettent pas davantage cette distinction :

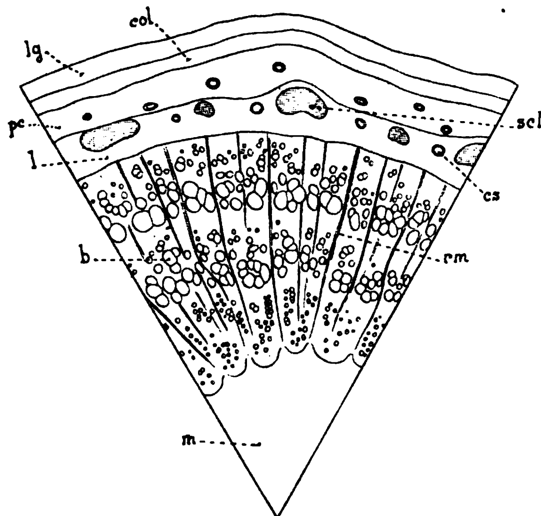


Fig. 5. — Schéma d'une coupe transversale de la tige de l'*Acanthopanax sciadophylloides*. — *lg*, liège ; *col*, collenchyme ; *pc*, couche interne de l'écorce ; *l*, liber ; *b*, bois ; *rm*, rayons ; *m*, moelle ; *cs*, canal sécréteur ; *scl*, fibres péricycliques.

Acanthopanax sciadophylloides (= *Kalopanax sciadophylloides*). — 1° *Tige* (fig. 5) : Le périderme se développe plus tardivement dans cette espèce ; le collenchyme est peu épais. Le bois de printemps et le bois

d'automne se distinguent facilement. La moelle, à canaux sécréteurs périphériques, est formée de cellules à parois épaisses et lignifiées.

2° *Feuille :* Les feuilles, grandes, ont de 3 à 5 folioles pétiolulées. Le pétiole comprend un grand nombre de faisceaux méristéliques disposés en un seul cercle, les arcs lignifiés péricycliques étant séparés de l'épiderme par quelques assises de petites cellules collenchymateuses. Le pétiolule a une écorce plus développée et un petit nombre de faisceaux limitant une moelle réduite et lignifiée. Le limbe se rapproche par sa structure de celui de l'*A. sessiliflorus* ; la nervure médiane présente en effet une crête collenchymateuse sur la face supérieure et est fortement saillante sur la face inférieure.

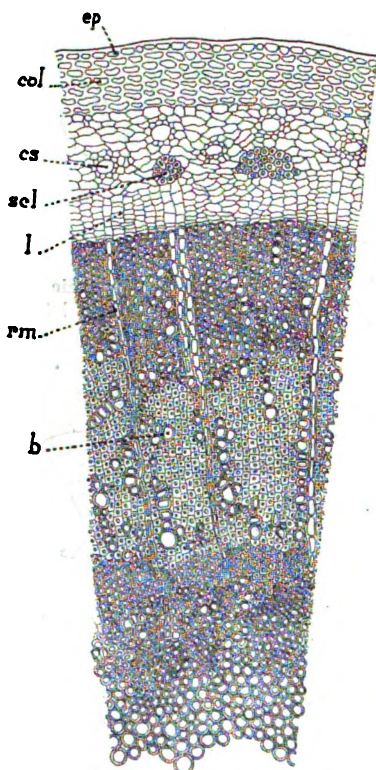


Fig. 6. — Coupe transversale d'une tige de l'*Acanthopanax Davidi*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *cs*, canal sécréteur ; *scl*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois ; *rm*, rayons.

Acanthopanax ricinifolius (= *Kalopanax ricinifolius*). — 1° *Tige :* La tige, à moelle sclérifiée et à canaux sécréteurs périphériques, n'offre rien de spécial.

2° *Feuille :* La feuille, simple, quinquélobée, a des faisceaux méristéliques nombreux disposés en un seul cercle comme précédemment ; le limbe, à nervure médiane saillante sur la face inférieure, présente dans cette nervure un arc libéroligneux légèrement replié sur ses bords.

Acanthopanax Davidi R. Vig. (= *Panax Davidi* Franchet, *Acanthopanax diversifolius* Hemsley). Cette espèce est pour Harms un *Nothopanax* à cause de son inflorescence assez ample et de ses pédoncules floraux articulés ; si les feuilles

trilobées rappellent celle du *K. ricinifolius*, les fleurs s'en éloignent car elles sont légèrement articulées et présentent 2 courts styles libres au lieu de ne présenter aucune trace d'articulation et d'avoir des styles entièrement soudés.

Mais on peut faire remarquer d'autre part que dans les vrais *Acanthopanax* on rencontre les 2 types de fleurs, tant pour l'articulation que pour les caractères des styles. La morphologie externe ne permet pas de trancher la question : il n'y a pas de raison de placer cette espèce dans un genre plus que dans l'autre.

L'anatomie peut donc ici nous rendre un réel service :

1° *Tige* (fig. 6) : La tige par son organisation générale est identique à celle des deux espèces précédentes : même moelle à cellules sclérifiées et cercle de canaux sécréteurs périphériques. La structure du bois secondaire est caractéristique ; les vaisseaux à parois très minces sont groupés en séries radiales inégalement développées, placées côte à côte ; les fibres ont au contraire une paroi épaisse et une lumière petite. Le groupement des fibres en îlots compacts à contours irréguliers, entourés de plages vasculaires non entremêlées de fibres donne à ce bois un aspect très spécial.

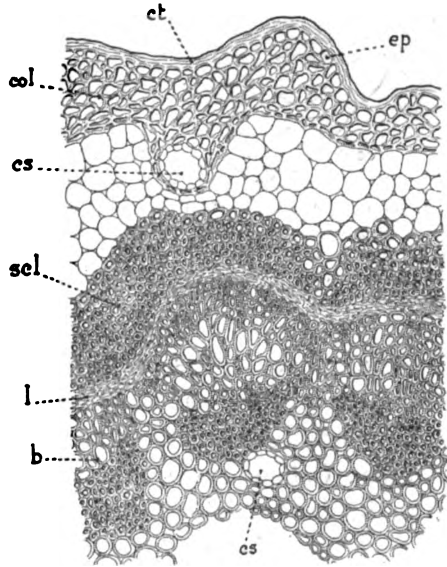


Fig. 7. — Coupe transversale du pétiole de l'*Acanthopanax Davidi*. — *ct*, cuticule ; *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *cs*, canal sécréteur ; *scl*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois.

2° *Feuille* (fig. 7 et 8) : Les feuilles sont simples et le plus souvent trilobées dans leur région supérieure : les faisceaux méristéliques du pétiole, au nombre de 8, sont disposés en un seul cercle entouré d'un épais anneau sclérifié péricyclique. Les faisceaux du bois sont intéressants car ils ne comprennent

que de grands vaisseaux, à parois très minces et pas de fibres. L'écorce est différenciée en une couche collenchymateuse externe et une couche parenchymateuse interne des plus nettes. La disposition des canaux sécréteurs est la même que précédemment, mais les canaux corticaux sont entourés d'une gaine formée par 2 assises collenchymateuses se distinguant nettement des cellules à parois très minces du parenchyme voisin.

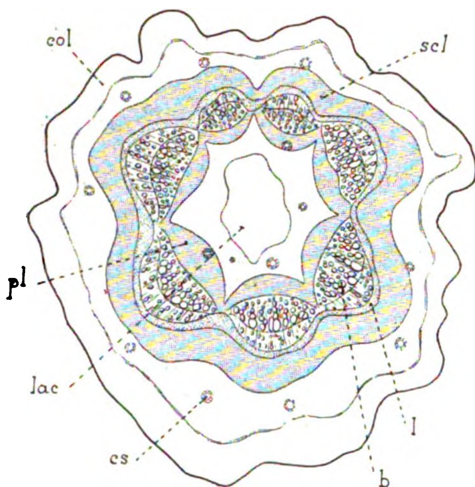


Fig. 8. — Coupe transversale schématique du pétiole de l'*Acanthopanax Davidi*. — *col*, collenchyme ; *scl*, fibres péricycliques ; *pl*, fibres médullaires ; *lac*, lacune ; *cs*, canal sécréteur ; *b*, bois ; *l*, liber.

Par son anatomie le *Panax Davidi* se rapproche des précédentes espèces et est par conséquent un *Acanthopanax*.

Cette espèce contribue à faire tomber la séparation entre *Kalopanax* et *Acanthopanax* ; par son inflorescence elle a les caractères des *Kalopanax*, mais par sa fleur elle a ceux des *Acanthopanax*.

De ce qui précède nous pouvons donner au genre unique *Acanthopanax* les caractères anatomiques suivants :

1° *Tige :* Collenchyme dépourvu de canaux sécréteurs. Liber avec petits canaux sécréteurs. Moelle à cellules vides ou sclérifiées avec parfois un cercle périphérique de canaux.

2° *Feuille :* Un seul cercle de faisceaux libéroligneux dans le pétiole avec un canal sécréteur dorsal et un canal ventral situés dans le plan médian de chaque faisceau. Limbe avec un petit arc libéroligneux dans la nervure médiane. Feuilles membraneuses sans exoderme différencié.

Défini par ces caractères anatomiques ainsi que par les caractères morphologiques que nous avons énoncés plus haut, le genre *Acanthopanax* comprend les espèces suivantes :

A. — Ovaire à 5 carpelles.

a. Folioles de grande taille. Styles soudés. Inflorescence terminale comprenant un petit nombre d'ombelles. Ombelle médiane particulièrement développée, présentant un pédoncule plus long, plus fort, et des fleurs plus nombreuses à pédoncule souvent deux fois plus long que ceux des ombelles latérales.

1. Feuilles assez longuement pétiolées.................. *A. Eleutherococcus* Makino [1].

(Plusieurs espèces doivent rentrer dans ce groupe, notamment *A. Henryi* Oliver, *A. leucorhizus* Oliver, *A. asperatus* Franchet, etc.)

2. Feuilles brièvement pétiolées...................... *A. brachypus* Harms [2].

b. Folioles petites, lancéolées, épineuses; styles libres; corolle à préfloraison imbriquée; ombelles terminales isolées.... *A. cissifolius* Harms.

c. Deux sortes de rameaux. Ombelles latérales terminant des « rameaux courts ». Styles soudés sur une partie de leur longueur.

1. Tige et pédoncule de l'ombelle couverts de nombreux poils épineux raides.............................. *A. setulosus* Fr.
2. Tige et pédoncule non couverts de poils épineux raides, glabres. (Fleurs 5-7-mères)......................... *A. Sieboldianus* Makino.

d. Ombelle terminale solitaire brièvement pédonculée; arbrisseau très épineux. Styles non complètement soudés. Pétales valvaires.................................. *A. Giraldii* Harms.

B. — Ovaire à 2 carpelles.

a. Fleurs sessiles (*Cephalopanax* Baillon). — Styles soudés. Feuilles composées-palmées........................... *A. sessiliflorus* Seem.

(Cette espèce, d'après Makino, semble être une forme boréale de l'*A. divaricatus.*)

b. Fleurs pédonculés. Inflorescences en panicules assez amples (*Kalopanax*).

α. Feuilles simples.

I. Styles longs, soudés complètement. Feuilles palmilobées, larges avec 7 nervures principales; lobes peu profonds; fleurs non articulées............. *A. ricinifolius* Seem.

II. Styles assez courts, libres. Fleurs légèrement articulées.

1. Feuilles palminerves ou palmilobées avec 3 nervures principales ou 3 lobes profonds... *A. Davidii* (Fr.) R. Vig.
2. Feuilles plus étroites, différentes des précédentes comme lobation.................... *A. Bockii* (Harms) [3], R. Vig.

1. Makino (1899).
2. Harms (1905).
3. Harms (1901).

β. Feuilles composées-palmées.
1. Fleurs articulées.
\+ Feuilles à 3-4 folioles .... *A. Delavayi* (Franch.), R. Vig.
\+\+ Feuilles à 5-7 folioles .... *A. Rosthorni* (Harms) [1], R. Vig.
2. Fleurs inarticulées .... *A. sciadophylloides* Franch. et Sav.

c. Inflorescences très peu développées. Feuilles composées-palmées. Styles longs, soudés sur une partie de leur longueur (*Euacanthopanax*).
1. Inflorescences terminales.
* Calice, pédoncule floral et inflorescence couverts de poils farineux. Folioles grandes, voisines de celles de l'*A. Asperatus* .... *A. divaricatus* Seem.
* * Sépales peu développés ou indistincts; inflorescence glabre; tiges inermes.
α. Folioles allongées, ciliées, non dentées sur les bords .... *A. evodiæfolius* Franchet.
β. Folioles non ciliées .... *A. innovans* Franch. et Sav.
* * * Sépales présentant quelques poils épineux sur les bords. Plante épineuse .... *A. aculeatus* Seem.
* * * * Styles assez courts, libres. Ombelles isolées terminales .... *A. trichodon* Franch. et Sav.
2. Inflorescences axillaires.
\+ Ombelles isolées sur des rameaux courts. Folioles petites. Styles assez longs .... *A. japonicus* Franch. et Sav.
\+\+ Styles assez courts, libres; folioles plus grandes et plus profondément dentées que dans l'espèce précédente; ombelles plus longuement pédonculées .... *A. spinosus* Miq.,

Genre Pseudopanax [2].

Ce genre comprend des arbres ou des arbrisseaux inermes, à feuilles composées-palmées, généralement coriaces, sans stipules. Les fleurs, en ombelles composées ou en panicules de grande taille, sont régulièrement pentamères; l'ovaire quinquéloculaire est surmonté de cinq styles libres ou légèrement soudés vers la base. Ces fleurs sont toujours nettement articu-

1. Harms (1901).
2. Créé par C. Koch (1859), p. 366.

lées. Le fruit est une drupe globuleuse, à noyaux de consistance variable, sillonnant parfois légèrement l'albumen qui n'est pas ruminé.

La limite entre ce genre et le précédent est assez indécise malgré le port spécial des *Acanthopanax* : nous avons vu, en effet, des *Acanthopanax* inermes, d'autres à styles presque libres. Enfin nous avons vu que l'inflorescence pouvait être bien développée dans ce dernier genre.

Anatomie. — L'organisation générale de la tige n'offre rien de bien caractéristique : la zone collenchymateuse de l'écorce est dépourvue de canaux sécréteurs ; dans le *P. lætevirens* et le *P. valdiviensis* ses cellules sont à peine épaissies.

La zone interne de l'écorce possède de nombreuses mâcles et des canaux sécréteurs, principalement dans la région profonde.

Le péricycle se différencie, par places et très tardivement, en fibres sclérifiées ; il ne possède jamais qu'un petit nombre de fibres. Des canaux sécréteurs s'observent de place en place dans le parenchyme libérien.

Le bois secondaire a des vaisseaux isolés ou groupés en séries radiales, et des fibres à parois assez épaisses. Les vaisseaux ne sont pas réunis en grandes plages comme cela s'observe si fréquemment chez les *Acanthopanax*.

La moelle et la zone périmédullaire sont souvent lignifiées (*P. lætevirens*, *P. crassifolius*) ; au contraire, dans le *P. valdiviensis*, la moelle a ses cellules vides, réduites à leur membrane cellulosique, et la zone périmédullaire n'est pas lignifiée.

La structure de la feuille nous fournira des particularités plus intéressantes : le pétiole possède toujours un seul cercle de faisceaux libéroligneux. Ces faisceaux quittent la tige au nombre de 7 en général, et viennent, dans le pétiole, s'organiser en un cercle en se ramifiant plus ou moins ; dans le pétiole très grêle de *P. lætevirens* il n'y en a que 5 disposés en fer à cheval. Dans cette espèce chaque faisceau, en dedans du bois presque uniquement composé de vaisseaux, et en dehors du liber, présente une épaisse gaine de fibres sclérifiées ; entre deux îlots sclérifiés péricycliques on observe généralement un grand canal sécréteur. Dans le *P. valdiviensis* les faisceaux

méristéliques, plus nombreux, ne sont pas entourés de cellules lignifiées. Les faisceaux chez *P. crassifolius* sont également disposés sur un cercle qui est protégé extérieurement et intérieurement par un anneau scléreux continu.

Au point de vue de la structure du limbe, on peut distinguer deux types parmi les *Pseudopanax*.

Un premier groupe comprend les *P. lætevirens* et *P. valdiviensis*; le limbe, membraneux, ressemble à celui des *Acanthopanax*; la nervure principale présente un arc vasculaire entouré d'éléments sclérifiés.

Un deuxième groupe comprend les *P. crassifolius*, *Lessonii*, et toutes les autres espèces; le limbe sous l'épiderme supérieur présente une assise exodermique collenchymateuse continue; le système vasculaire dans la nervure principale est constitué par deux arcs se regardant par leur bois et circonscrivant un parenchyme presque toujours complètement lignifié. En dehors de chacun de ces arcs se trouve une couche de fibres. Il faut noter que chez *P. crassifolius* et *Lessonii* les canaux sécréteurs se terminent assez bas dans le parenchyme de la nervure (Trécul). Les canaux libériens s'observent plus haut, mais le système sécréteur est assez réduit dans le limbe qu'on pourrait considérer à première vue comme complètement dépourvu de canaux sécréteurs.

Ces deux groupes coïncident avec ceux que distingue M. Harms.

En résumé, nous devons retenir de l'anatomie du genre *Pseudopanax* les caractères suivants :

1° Pétiole avec un seul cercle de faisceaux ne présentant pas, comme les *Acanthopanax*, des canaux sécréteurs dans le plan médian de chaque faisceau.

2° Limbe pourvu souvent d'un exoderme collenchymateux sur la face supérieure et possédant un système sécréteur peu développé.

Genre Nothopanax [1].

Analogue au précédent, le genre *Nothopanax* n'en diffère guère que par l'ovaire ayant de deux à quatre carpelles. Les

1. Miquel (1855), I, 1, p. 765.

fleurs sont toujours articulées sur le pédoncule, quoique parfois assez faiblement.

Anatomie. — 1° *Tige :* La tige se présente avec les caractères que nous avons toujours rencontrés jusqu'ici : collenchyme dépourvu de canaux sécréteurs. Canaux sécréteurs dans la zone profonde de l'écorce. Péricycle différenciant tardivement des arcs fibreux (sauf chez *Nothopanax Edgerleyi* qui semble complètement dépourvu de fibres péricycliques). Canaux sécréteurs dans le liber. Bois secondaire à vaisseaux isolés ou groupés en séries radiales plus ou moins longues parmi des fibres à parois assez minces. Moelle et zone périmédullaire généralement lignifiées, sans canaux sécréteurs.

2° *Feuille :* Le pétiole de la feuille possède la même structure que celui des *Pseudopanax* avec un seul cercle de faisceaux, dans la plupart des cas. Le pétiole du *Nothopanax simplex*, par exemple, possède une couche collenchymateuse épaisse; le parenchyme sous-jacent est également très développé, on y observe de petits canaux sécréteurs irrégulièrement disposés et entourés d'une gaine de cellules différenciées. Les faisceaux méristéliques petits, distincts, dépourvus d'arcs fibreux péricycliques, sont disposés suivant un cercle circonscrivant un parenchyme peu abondant.

Le *Nothopanax arboreus* et le *Nothopanax scopoliæ* par la disposition des faisceaux dans le pétiole, s'éloignent du type normal et rapprochent le genre *Pseudopanax* des autres tribus.

Si nous examinons le pétiole du *N. arboreus*, nous observons dans le parenchyme sous-collenchymateux de grands canaux sécréteurs irrégulièrement disposés. Les faisceaux possèdent des canaux sécréteurs libériens et forment un anneau extérieur avec arcs fibreux péricycliques disposés comme dans les types précédents, mais dans le parenchyme central, pourvu de grands canaux sécréteurs, on observe trois petits faisceaux normalement orientés.

La présence de ces petits faisceaux, exceptionnelle dans ce groupe, se retrouvera dans les *Schefflérinées*. Il est vrai que la disposition des faisceaux méristéliques du cercle externe et leur structure sont bien celles des *Pseudopanacinées*.

Le pétiole du *N. Scopoliæ* a une cuticule extrêmement épaisse

et un parenchyme sous-collenchymateux mince, avec grands canaux sécréteurs. Les faisceaux méristéliques sont exactement disposés comme dans les *Tieghemopanax* qui sont des *Polysciinées*. Comme d'autre part la fleur, et surtout le fruit, sont ceux des *Tieghemopanax*, on peut considérer cette espèce comme un *Tieghemopanax* à feuilles simples.

La structure du limbe n'offre rien de très caractérisque, la nervure médiane est généralement peu saillante, avec une bande libéroligneuse, jamais un anneau complet. L'appareil sécréteur n'est pas réduit comme dans les *Pseudopanax*, les canaux sont nombreux dans la nervure médiane, et on rencontre toujours un canal dans les nervures les plus fines. Le tissu palissadique est parfois protégé par une couche exodermique différenciée (*Nothop. simplex*); mais souvent aussi ce parenchyme est directement situé sous l'épiderme supérieur.

Enfin, il nous reste à examiner deux espèces bien différentes de toutes les autres, dont l'organisation est très spéciale et qui mériteraient peut-être de constituer un genre à part : le *Nothopanax anomalus* et le *Nothopanax microphyllus*.

Le *Nothopanax anomalus* est une petite plante à tige grêle dont les feuilles alternes sont très petites, simples, suborbiculaires, crénelées, membraneuses, à pétiole nul ou extrêmement court. Les ombelles se réduisent, le plus souvent, à trois ou quatre fleurs naissant de place en place à l'aisselle des feuilles ; parfois même il n'existe qu'une seule fleur axillaire. Le *Nothopanax microphyllus* ne diffère du *N. anomalus* que par des caractères minimes.

Une tige de *N. anomalus* (fig. 9) est très grêle, ayant à peine 1 millimètre de diamètre. L'écorce mince est presque entièrement collenchymateuse. Le péricycle possède de petits canaux sécréteurs et de larges plages fibreuses présentant deux ou trois assises de fibres à large lumière.

Les faisceaux primaires peu nombreux sont formés de petits groupes de vaisseaux spiralés. Ces faisceaux primaires sont séparés par de larges rayons de parenchyme lignifié. Enfin la moelle est dépourvue de canaux sécréteurs. Le bois secondaire est intéressant par sa compacité, son homogénéité. En coupe transversale, on constate que ce bois est formé d'éléments à

parois épaisses, à lumière arrondie ou quadratique, tous sensiblement égaux, ménageant parfois entre eux de petits méats. Des rayons, unisériés ou trisériés, divisent ce bois en compartiments homogènes. En coupe longitudinale les éléments de ce bois se présentent comme ayant une lumière assez régulière; ils sont placés bout à bout, séparés par des cloisons transversales, minces, plus ou moins obliques. Leurs parois présentent de nombreuses ponctuations simples. Ces éléments peuvent être considérés comme des sortes de vaisseaux-fibres. Nous n'avons pas pu trouver d'échantillons très âgés pour savoir si ce bois secondaire restait toujours tel et s'il ne différenciait pas tardivement de grands et véritables vaisseaux. Les coupes longitudinales présentent parfois de petits vaisseaux spiralés qui correspondent évidemment aux vaisseaux primaires. Il ne faudrait pas en tout cas chercher à rapprocher ce type de structure, dû probablement à l'action du milieu, des types de bois homoxylés que présentent les Drymitacées, les Trochodendracées, et les Tétracentracées étudiées par M. Van Tieghem.

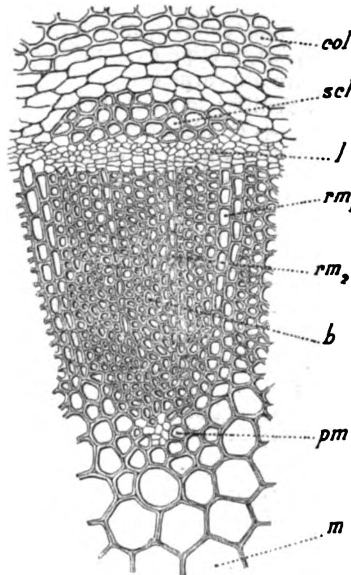


Fig. 9. — Portion d'une coupe transversale de la tige du *Nothopanax anomalus*. — *col*, collenchyme; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber ; rm_1, rayons principaux ; rm_2, rayons secondaires ; *b*, bois ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle.

Les feuilles, minces, ont une nervure médiane présentant un petit arc libéroligneux et une forte crête collenchymateuse ventrale.

Le genre *Nothopanax* pourra donc être divisé comme il suit :

Sous-genre *Micropanax* R. Vig. — Arbustes petits. Feuilles simples, sessiles, petites, orbiculaires. Fleurs isolées ou en petites ombelles axillaires. Bois secondaire formé d'éléments tous semblables.

N. anomalus.
N. microphyllus.

Sous-genre *Eunothopanax* R. Vig. — Arbres ou arbrisseaux à grandes feuilles simples ou plus généralement composées palmées. Inflorescences amples, terminales. Bois secondaire avec vaisseaux et fibres bien distincts.

a. Ovaire à 3-4 carpelles. Feuilles simples, au moins vers les branches âgées.
  Feuilles toujours simples, articulées sur leur pétiole. Pas de stipules .... *N. Edgerleyi* (genre *Raukaua* de Seemann).
  Feuilles simples, non articulées sur leur pétiole, allongées, à stipules soudées en une petite gaine......... *N. linearis*.

b. Ovaire à 2 carpelles.
  1. Feuilles souvent simples sur les branches âgées.
    + Feuilles simples, articulées sur leur pétiole, sans stipules, lancéolées, pétiole avec un seul cercle de faisceaux libéroligneux............ *N. simplex* et *N. integrifolius*.
    ++ Feuilles simples, non articulées sur leur pétiole, sans stipules, ovales, acuminées; pétiole avec faisceaux épars à l'intérieur du cercle externe....... *N. Scopoliæ*.
    +++ Feuilles simples, non articulées sur leur pétiole, larges, cordiformes.................. *N. cochleatus*.
  2. Feuilles composées-palmées, même sur les branches âgées.
    + Folioles pétiolulées; pas de stipules............ *N. arboreus*.
    ++ Folioles sessiles; petites stipules soudées en une gaine....................................... *N. Colensoi*.
    +++ Folioles sessiles sans stipules............. *N. Sinclairii*.

Genre Cheirodendron [1].

Ce genre comprend des arbres à feuilles composées-palmées et folioles larges, membraneuses, pétiolulées ; il est caractérisé surtout par ses feuilles opposées. On sait que les plantes à feuilles opposées sont très rares chez les Araliacées.

Les fleurs sont à peu près celles des *Pseudopanax* : les pétales sont à préfloraison valvaire ; les étamines ont des filets courts et des anthères ovoïdes. L'ovaire à 2-5 carpelles présente des stigmates presque sessiles sur le disque conique ; la colonne stylaire est très courte.

La fleur est nettement articulée ; le pédoncule floral à l'articulation est fortement dilaté, constituant une sorte de calicule.

Anatomie. — 1° *Tige :* Par la structure de la tige, ce genre s'éloigne un peu des genres précédents ; une tige de *Cheirodendron Gaudichaudi* montre dans la couche collenchymateuse sous-épidermique de petits canaux sécréteurs. On observe

1. *Nutt. Mss. in Seemann* [1867], t. V, p. 236.

de même dans l'écorce sous-jacente des canaux sensiblement égaux comme diamètre à ceux du collenchyme. Le péricycle présente, de place en place, des arcs fibreux ainsi que des canaux; enfin des canaux beaucoup plus petits semblent exister dans le liber secondaire. Les tiges que nous avons examinées n'étaient pas assez âgées pour que le bois secondaire ait pris ses caractères définitifs. La moelle, bien développée, présente vers sa périphérie de nombreux canaux sécréteurs, plus grands que ceux de l'écorce, et irrégulièrement disposés; les cellules de la moelle ne sont pas lignifiées et conservent longtemps leur contenu.

2° *Feuille :* Le pétiole de la feuille présente, comme celui des genres précédents, un seul cercle de faisceaux méristéliques largement séparés. Chaque faisceau a une forme semi-circulaire : le liber présente de petits canaux sécréteurs et est recouvert extérieurement par un arc de fibres péricycliques : tous ces arcs fibreux ne sont pas confluents en un anneau comme on le remarque fréquemment ailleurs.

Sur la face ventrale, les plus petits faisceaux sont, sur la plus grande partie de la longueur du pétiole, rejetés vers l'intérieur; ces petits faisceaux sont « rayonnés », c'est-à-dire qu'un anneau libérien complet entoure une masse centrale de vaisseaux de bois. Un assez grand nombre de canaux sont disséminés dans l'écorce du pétiole, jusque dans le collenchyme. A l'intérieur du cercle de faisceaux, à leur pointe, tout contre des paquets de fibres, il existe parfois de petits canaux sécréteurs.

Le pétiolule offre une structure analogue à celle du pétiole. Le limbe, large, acuminé, présente, quoique membraneux, un exoderme formé de deux assises de cellules sous l'épiderme supérieur; le tissu palissadique, épais, est formé de cellules peu élevées, petites, inférieures comme dimensions aux cellules de l'exoderme. La nervure médiane est faiblement saillante et présente, comme il est de règle, du collenchyme sur ses deux faces; le système conducteur y est représenté par un large faisceau replié sur ses bords et à péricycle non lignifié. Des canaux sécréteurs peuvent s'observer dans le collenchyme et dans le tissu sous-jacent.

Ce genre ne compte que deux espèces : *Cheirodendron Gaudichaudii*[1] et *C. platyphyllum* qui diffèrent seulement par la forme de leurs feuilles. Ces plantes doivent être assez polymorphes.

Genre Astrotricha [2].

Sous ce nom, on désigne de petits arbrisseaux rameux à feuilles alternes, simples, entières ; des poils nombreux, formant un feutrage serré, recouvrent les rameaux ainsi que la face inférieure des feuilles. Leurs fleurs velues ont 5 sépales peu développés au-dessus de l'ovaire, 5 pétales membraneux à préfloraison valvaire, 5 étamines et 2 carpelles surmontés de 2 styles libres. Le fruit, comprimé ou ovoïde, a un endocarpe présentant deux forts sillons dans chaque carpelle. La graine, allongée, a un albumen non ruminé.

Anatomie. — Par son anatomie, peut-être plus encore que par sa morphologie externe, ce genre est très différent des genres précédents.

1° *Tige* (fig. 10) : Prenons comme type l'*Astrotricha floccosa*. La plupart des cellules épidermiques sont, comme nous l'avons dit, prolongées en poils. Ces poils sont étoilés ; ils sont constitués par un pied trapu, formé d'une file de 3 ou 4 cellules, au sommet duquel rayonnent 5 ou 6 branches longues et effilées ; ces poils étant très rapprochés, toutes leurs branches s'entremêlent formant le feutrage dont nous avons parlé plus haut.

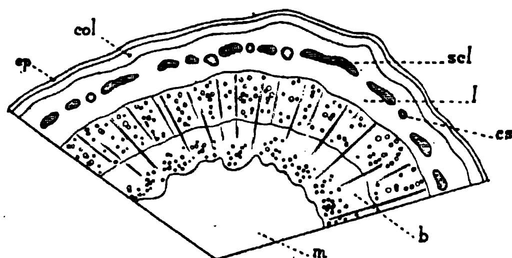


Fig. 10. — Coupe transversale schématique d'une tige âgée d'*Astrotricha*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *scl*, fibres péricycliques ; *cs*, canaux sécréteurs ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

Sous l'épiderme, le collenchyme est formé de 3 à 4 as-

1. L'écorce de cette espèce, que les indigènes de l'île Molokaï (Hawaï) nomment « Olapa » ou « Mahu », est utilisée pour la préparation d'une teinture bleue.

2. De Candolle, *Coll. Mém.*, vol. XXIX, t. V, 1829.

sises de cellules à paroi très épaisse ; l'écorce sous-jacente présente peu de méats et est complètement dépourvue de canaux sécréteurs. Le péricycle, dépourvu de fibres, réduit à une assise de cellules, est la seule région de la tige où se trouvent des canaux sécréteurs, petits, bordés de 4 à 6 cellules ; les cellules de la moelle gardent assez longtemps leur contenu. La moelle est privée de canaux sécréteurs.

L'examen d'une très vieille souche montre que le péricycle arrive à se lignifier, mais est toujours réduit à une ou deux assises de cellules. La moelle ne se lignifie pas, ses cellules perdent seulement leur contenu ; au contraire, les cellules de la zone périmédullaire se lignifient.

Le bois secondaire comprend un grand nombre de fibres à lumière arrondie et parois épaisses. Les vaisseaux, de calibre assez réduit, peu nombreux, sont pour la plupart isolés. Les rayons sont nombreux, très étroits (1 ou 2 séries de petites cellules) et légèrement sinueux. La structure de la tige est assez constante; dans certaines espèces, les cellules de la moelle épaississent et lignifient de bonne heure leur membrane.

2° *Feuille :* La feuille, chez *A. lædifolia*, ne prend que 3 faisceaux à la tige. Dans le pétiole très court, les faisceaux méristéliques arrivent presque en contact ; ce pétiole est couvert de poils étoilés, possède un collenchyme à éléments épais comme celui de la tige, et un péricycle pourvu de petits canaux sécréteurs ; on n'y observe pas de fibres. Le limbe, petit et épais, est doublé dans son épaisseur par les poils étoilés qui couvrent sa face inférieure et sont encore plus nombreux que sur la tige. Ces poils, très enchevêtrés, sont variables comme dimensions ; il en est qui viennent s'épanouir à la surface du feutrage et ont un pied formé d'une file d'environ 20 cellules. L'épiderme supérieur porte également des poils, mais ceux-ci, peu nombreux relativement, sont simples, coniques, massifs, recouverts d'une épaisse cuticule. L'épiderme supérieur est formé de grandes cellules à parois épaisses, à cuticule forte, et semble, par sa puissance, remplacer l'exoderme collenchymateux absent ; au contraire, l'épiderme inférieur est formé de petites cellules plates, à parois très minces. Le tissu palissadique est réduit à une simple assise de cellules. La nervure médiane comprend

un petit arc vasculaire avec de rares canaux péricycliques difficiles à distinguer. La feuille ne prend ici que 3 faisceaux à la tige, mais nous ne savons pas si ce caractère est constant dans le genre, notamment dans l'*A. floccosa* où les faisceaux sont plus nombreux dans le pétiole et disposés en cercle.

Le genre comprend *A. pterocarpa*, *A. ledifolia*, *A. longifolia*, *A. Hamptoni*, *A. floccosa*, *A. Biddulphiana*. L'*A. pterocarpa* se distingue de toutes les autres espèces par la structure du fruit ; chaque carpelle se trouve divisé en 3 logettes par deux fortes saillies de l'endocarpe et la graine se trouve contenue dans la logette médiane. Le genre peut être ainsi divisé en deux sections : *Phragmocarpae* R. Vig. *Aphragmocarpae* R. Vig.

Genre Stilbocarpa [1].

Les *Stilbocarpa* ont, comme les *Nothopanax*, des fleurs pentamères articulées sur le pédoncule floral et un ovaire à 2, 3 ou 4 loges surmonté de styles libres ; les graines ont également un albumen non ruminé. Ces plantes diffèrent des précédentes par leurs pétales qui sont imbriqués dans le bouton. Les feuilles, de grande taille, sont simples, palminerves, légèrement incisées et dentées et plus ou moins cordiformes à la base. Le pétiole, la face inférieure des feuilles et parfois les axes d'inflorescence sont couverts de grands poils simples, blancs, pouvant atteindre un centimètre de long.

Ajoutons, comme bien caractéristiques, les involucres dont sont pourvues les ombelles, et surtout les petites drupes, en forme de boutons de guêtre, non charnues, recouvertes d'un épiderme vernissé noir, avec un exocarpe formé d'un tissu parenchymateux non charnu, et un endocarpe scléreux, épais, bien différencié.

Les échantillons en mauvais état que nous avons examinés, ne nous ont pas permis une étude détaillée de la structure du genre. Pourtant, il semble que, comme dans les genres précédents, le pétiole lacuneux possède un cercle de faisceaux

1. Asa Gray, *Bot. v. st. Expl. exped.*, I, 714, 1854. *Stylbocarpa* Decaisne et Planchon (1854).

méristéliques. Les poils sont simples, effilés, constitués par un massif de cellules à parois minces, non lignifiées.

Ce genre ne présente aucune affinité particulière avec le genre *Aralia* dont les auteurs le rapprochent habituellement ; il est, en revanche, beaucoup plus voisin des *Pseudopanax* et *Nothopanax* malgré sa corolle à pétales imbriqués.

Genre Fatsia [1].

Ce genre a été créé pour un arbrisseau japonais que ses belles feuilles palmatilobées font rechercher comme ornemental et cultiver dans beaucoup de nos parcs sous le nom d'*Aralia japonica*, *Aralia Sieboldi*, etc. Les inflorescences terminales sont des panicules d'ombelles. La fleur n'est pas fortement articulée, comme elle l'était dans les genres précédents, mais présente une ébauche d'articulation. Cette fleur est régulièrement pentamère : le calice est à peu près nul au-dessus de l'ovaire ; les pétales glabres, membraneux, aigus, se recouvrent très faiblement par leurs bords à tel point qu'on les considère tantôt comme valvaires, tantôt comme imbriqués. L'ovaire, à 5 carpelles, est recouvert d'un disque épais, jaunâtre, et de 5 styles libres avec stigmates terminaux. Le fruit est une drupe globuleuse à noyau crustacé, à graines plus ou moins comprimées dont l'albumen n'est pas ruminé.

Les feuilles sont dépourvues de stipules.

Anatomie. — 1° *Tige :* Sur une coupe de tige âgée, il faut noter la présence d'un collenchyme assez réduit, et l'absence de canaux sécréteurs dans l'écorce. Le péricycle, dépourvu de fibres, possède de place en place un petit canal sécréteur, dont la lumière, sensiblement constante, est bordée de 6 à 8 cellules.

Dans le liber secondaire se développent également des canaux, mais ils sont plus petits, et bordés de 4 à 6 cellules. La structure du bois secondaire a été plusieurs fois décrite et ne présente rien, du reste, de très particulier ; les fibres, nombreuses, ont une lumière assez large ; les vaisseaux sont

1. Decaisne et Planchon (1854), p. 105.

petits, peu nombreux, ordonnés fréquemment en séries radiales; les rayons médullaires ont 3 à 4 séries radiales de cellules. La moelle, dépourvue de canaux sécréteurs, a des cellules qui perdent peu à peu leur contenu et se lignifient.

2° *Feuille :* Le pétiole d'une feuille de grande dimension prise sur une branche âgée, présente un collenchyme net dans lequel on peut observer des canaux sécréteurs très petits, dont la lumière égale celle des cellules du collenchyme. Très fréquemment la couche de collenchyme est interrompue, remplacée par des cellules chlorophylliennes à parois minces; les stomates sont localisés dans l'épiderme vis-à-vis des interruptions de la couche collenchymateuse, de sorte que de nombreuses communications sont établies entre l'air extérieur et l'écorce très lacuneuse sous-jacente au collenchyme. Les faisceaux méristéliques, comme nous l'avons dit au début de ce Mémoire, sont contigus, disposés sur un cercle, en dedans d'une gaine de cellules péricycliques uniformément lignifiées. Le liber possède des canaux sécréteurs. Il peut se développer des formations secondaires de sorte que le bois peut former un anneau continu; la symétrie bilatérale, toujours nette dans les jeunes feuilles, peut se trouver ainsi masquée dans les feuilles adultes.

Les fortes nervures du limbe sont saillantes sur la face inférieure et ont des faisceaux distincts, entourés chacun de sclérenchyme lignifié, disposés en un anneau discontinu. Quelques canaux sécréteurs s'observent sur la face dorsale des faisceaux.

Une épaisse couche collenchymateuse existe sur les deux faces des nervures principales; de chaque côté de ces nervures et sur une certaine étendue, ce collenchyme se prolonge en une assise exodermique collenchymateuse sur la face supérieure au-dessus du tissu palissadique, mais bientôt passe latéralement à du parenchyme chlorophyllien : la plus grande partie du limbe est ainsi dépourvue d'exoderme différencié.

Les petites nervures ne sont pas saillantes, une dépression leur correspond même sur les deux faces du limbe; sur leur parcours, le parenchyme chlorophyllien se trouve interrompu et remplacé par des éléments collenchymateux. La ner-

vure se réduit à un petit faisceau entouré d'un sclérenchyme, avec un canal sécréteur médian ventral et un très petit médian dorsal (?).

Le genre *Fatsia* ne comprend qu'une seule espèce, le *Fatsia japonica*.

Répartition géographique.

Le genre *Acanthopanax* représente, si l'on veut, les formes d'adaptation de la tribu au climat tempéré de l'Asie orientale; on connaît des espèces au Japon et dans la Chine septentrionale (région de l'Amour et Mandchourie), dans toute la Chine orientale, depuis la côte (Macao, Canton, île Formose) jusque sur le versant oriental du Thibet. Les explorations répétées dans le Thibet oriental, depuis la province de Kansou à celle de Koui-Tcheou et de la province de Szé-Tchouen à celle de Hou-Peï, c'est-à-dire dans une assez grande partie de la vallée du Yang-Tse et de ses affluents, ont amené la découverte de nombreuses espèces, et montré l'importance de ce genre en Asie. Nous n'insisterons pas sur la localisation de toutes les espèces : nous dirons seulement que c'est l'*A. aculeatus* qui semble le plus répandu dans toute la Chine centrale (abbé David, Henry), et qu'on a trouvé depuis l'est du Bengale jusqu'à Macao (Callery, Gaudichaud), Canton (Gaudichaud) et Formose (Rich. Oldham). Un certain nombre d'espèces semblent localisées dans les régions septentrionales : l'*A. sessiliflorus*, l'*A. spinosus*. l'*A. ricinifolius*, l'*A. innovans*, l'*A. divaricatus*, l'*A. trichodon*, l'*A. japonicus*, les quatre dernières spéciales au Japon.

La plupart des espèces du genre *Pseudopanax* peuplent les forêts de la Nouvelle-Zélande où elles cohabitent avec les espèces du sous-genre *Eunothopanax*. Les *Pseudopanax lætevirens* et *valdiviensis* sont originaires du Chili.

Le sous-genre *Micropanax* habite, lui aussi, la Nouvelle-Zélande, mais dans les plaines plus ou moins humides. Nous répétons encore que par leur port très spécial (rappelant celui des *Melicope simplex* et *Elæodendron micranthum*, d'après Hooker) et par leur organisation, les *Micropanax* mériteraient

de former un genre spécial. Les *Stilbocarpa* sont localisés dans les îles au voisinage de la Nouvelle-Zélande : Stewart. Snares, Auckland, Campbell, Macquary, Antipodes.

Les espèces de *Cheirodendron* sont endémiques aux îles Hawaï. Les *Astrotricha* ne se rencontrent que dans l'Australie orientale et les *Fatsia* habitent le Japon.

La tribu ne comprend pas d'espèces franchement tropicales, sauf les *Cheirodendron* qui se rapprochent assez près de l'équateur; elle ne possède aucun représentant en Afrique ni dans l'Asie méridionale.

Résumé.

En résumé, la tribu des *Pseudopanacinées* comprend des arbres à feuilles rarement simples, le plus souvent *composées-palmées*. Les fleurs sont *articulées* sur le pédoncule floral, sauf dans quelques espèces exceptionnelles, inséparables pourtant, par tous leurs autres caractères, du genre auquel elles appartiennent. Ces fleurs sont pentamères, à pétales *presque toujours valvaires* (exception : *Acanthopanax cissifolius*, d'après Seemann, et *Fatsia japonica*) à *androcée isostémone*, à ovaire comptant de *2 à 5 carpelles*. Le fruit est drupacé, à noyau plus ou moins épais, contenant des graines dont l'*albumen* n'est *jamais ruminé*.

Le caractère anatomique le plus général est celui des feuilles qui ont un pétiole avec *faisceaux disposés sur un seul cercle*, et un liber secondaire presque toujours pourvu de canaux sécréteurs. La tige a un péricycle faiblement lignifié et ne présente jamais de canaux sécréteurs épars dans la moelle.

Les genres appartenant à cette tribu peuvent être groupés comme il suit :

A. Des canaux sécréteurs dans l'écorce de la tige.

1. Feuilles membraneuses; plantes presque toujours épineuses; inflorescence généralement réduite à un petit nombre d'ombelles. Ovaire à 2 ou 5 carpelles. Espèces de l'Asie orientale. — Pétiole avec faisceaux distincts; un canal sécréteur dorsal et un canal sécréteur ventral dans le plan médian de chaque faisceau. Limbe sans exoderme collenchymateux. Tige avec collenchyme dépourvu de canaux sécréteurs. Moelle ayant parfois un cercle de canaux périphériques.
Genre *Acanthopanax*.
2. Feuilles souvent coriaces. Plantes jamais épineuses. Inflorescence tou-

jours ample. Ovaire à 5 carpelles. Espèces du Chili et de la Nouvelle-Zélande. Pétiole à faisceaux souvent distincts mais n'ayant jamais la disposition des canaux du genre précédent. Limbe avec exoderme différencié le plus souvent. Tige avec collenchyme dépourvu de canaux sécréteurs. Moelle sans canaux.

Genre *Pseudopanax*.

3. Feuilles souvent coriaces. Plantes jamais épineuses. Ovaire de 2 à 4 carpelles. Espèces néozélandaises.

Genre *Nothopanax*.

1° Sous-genre : *Micropanax*, arbrisseaux à feuilles simples, très petites, avec ombelles axillaires. Bois secondaire compact.

2° Sous-genre : *Eunothopanax*, arbres à feuilles composées-palmées, au moins sur les branches jeunes; amples inflorescences terminales; bois secondaire non compact, caractères anatomiques des *Pseudopanax*.

4. Pétales imbriqués. Ovaire de 2 à 4 carpelles. Feuilles simples, de grande taille, pourvues de longs poils sur la face inférieure. Herbes.

Genre *Stilbocarpa*.

5. Feuilles opposées, composées-palmées, plantes inermes. Canaux sécréteurs dans le collenchyme de la tige; des canaux épars à la périphérie de la moelle. Pétiole différent des précédents, à faisceaux semi-circulaires isolés.

Genre *Cheirodendron*.

B. Des canaux sécréteurs péricycliques; pas de canaux corticaux. Feuilles toujours simples.

1. Plantes fortement velues, couvertes de poils étoilés. Feuilles petites, entières, allongées; ovaire biloculaire; pédoncule articulé; noyau sillonné.

Canaux sécréteurs uniquement dans le péricycle. Australie.

Genre *Astrotricha*.

2. Plantes glabres à grandes feuilles palmatilobées. Pédoncule floral faiblement articulé. Ovaire à 5 loges. Noyau sans sillons.

Canaux sécréteurs nombreux dans le liber secondaire. Japon.

Genre *Fatsia*.

2 — POLYSCIINÉES

Tieghemonapax. — *Sciadopanax*. — *Polyscias*. — *Bonnierella*. *Kissodendron*. — *Cuphocarpus*. — *Aralia*. — *Pentapanax*. — *Cephalaralia*. — *Motherwellia*.

Genre Tieghemopanax [1].

Ce genre, que nous avons établi récemment (1905), comprend des arbres et des arbustes caractérisés par l'organisation de leurs fleurs ainsi que par leurs feuilles alternes, composées-

1. R. Vig. (1905), p. 305.

imparipennées. Les fleurs, pentamères, articulées sur leur pédoncule, ont cinq sépales plus ou moins développés, cinq pétales à préfloraison valvaire, cinq étamines à filets généralement courts, et *deux carpelles*. L'ovaire, plan à sa partie supérieure, porte deux styles le plus souvent libres. Le fruit est une drupe comprimée latéralement et surmontée des styles persistants : l'endocarpe, épais et plissé longitudinalement, imprime ses sillons à la surface de l'albumen qui n'est pas ruminé. Sur des échantillons secs, on constate que le péricarpe épouse les contours de l'endocarpe, de telle sorte que ces fruits rappellent ceux des ombellifères avec leurs « vittæ » caractéristiques.

Le tableau que nous donnerons des espèces indiquera suffisamment les nombreuses variations que peut présenter ce genre.

Anatomie. — *Tige :* Une coupe transversale, pratiquée dans la tige d'un certain nombre d'espèces, notamment du *T. suborbicularis*, montre que le collenchyme est dépourvu de canaux et de mâcles, tandis que dans l'écorce sous-jacente les canaux sécréteurs, à lumière considérable, sont nombreux. Le péricycle présente par places des arcs fibreux épais et des canaux sécréteurs. Ces derniers semblent manquer dans le liber. La moelle a des cellules qui conservent longtemps leur vitalité ; elle renferme des mâcles.

Un autre type est réalisé par le *T. Pancheri* dont la moelle quoique lignifiée présente, éparpillés dans toute son étendue, des canaux sécréteurs à large diamètre.

Le *T. simabæfolius* possède dans la moelle un seul cercle de canaux sécréteurs situés vers la périphérie ; outre les grands canaux corticaux, on observe de petits canaux dans le liber.

Le *T. Weinmanniæ*, de port si spécial, n'offre rien de remarquable dans la structure de sa tige ; le péricycle est peu épais, la moelle est dépourvue d'éléments sécréteurs. On trouve d'énormes canaux dans l'écorce, et d'autres, beaucoup plus petits, dans le parenchyme libérien.

2° *Feuille* (fig. 11-12) : Toutes les espèces dont nous avons pu examiner les feuilles ont une organisation analogue qui peut se résumer ainsi : le pétiole présente une écorce réduite, comprenant un collenchyme dépourvu de canaux, ceux-ci, présentant en règle générale une lumière très large et se trou-

vant localisés dans la région sous-collenchymateuse de l'écorce ou uniquement dans le péricycle. Sous cette écorce réduite se trouve un anneau régulier, de nombreux faisceaux libéroligneux très rapprochés avec arcs fibreux péricycliques; des formations secondaires, souvent abondantes, peuvent se développer dans ce cercle de faisceaux; le bois secondaire est, alors, très pauvre en vaisseaux. A l'intérieur de cet anneau vasculaire, on observe de très nombreux faisceaux épars, non entourés de fibres, et ne présentant aucune orientation. On n'observe pas d'assise génératrice dans ces faisceaux.

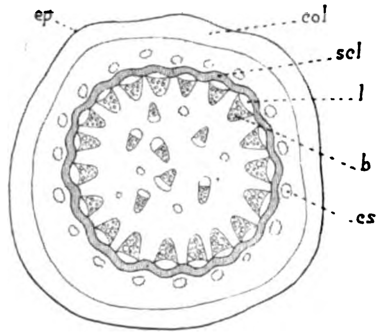


Fig. 11. — Coupe transversale schématique d'un pétiole du *Tieghemopanax simabæfolius*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *scl*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *cs*, canal sécréteur.

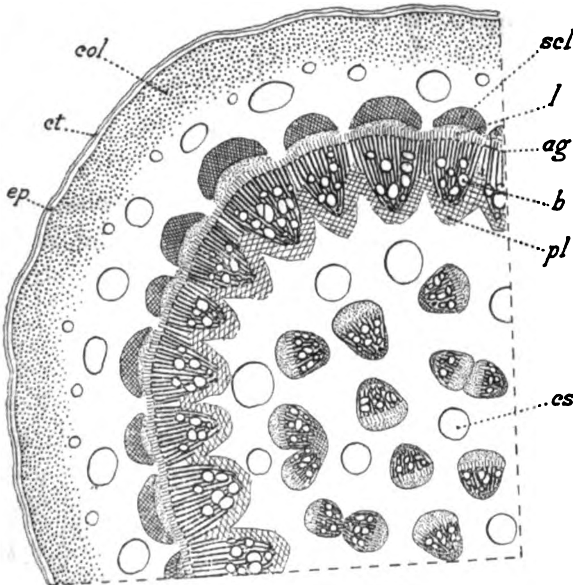


Fig. 12. — Pétiole du *Tieghemopanax microbotrys* (portion d'une coupe transversale schematisée). — *ep*, épiderme; *ct*, cuticule; *col*, collenchyme; *scl*, fibres pericycliques; *l*, liber; *ag*, assise génératrice libéroligneuse; *b*, bois; *pl*, zone périmédullaire lignifiée; *cs*, canal sécréteur.

Ce type présente quelques variations minimes dans l'épaisseur de l'écorce, dans le nombre des faisceaux, le diamètre des

canaux, etc.; il nous a semblé impossible de démêler dans ces variations des caractères qui pouvaient être spécifiques de ceux qui pouvaient être individuels. Il semble pourtant que, dans certains cas, l'assise génératrice ne se cloisonne pas dans le cercle externe de faisceaux (*T. simabæfolius* par exemple). Les espèces qui présentent des canaux sécréteurs libériens dans leur tige, en présentent également dans leurs feuilles.

Les pétiolules possèdent une organisation identique à celle des pétioles, mais naturellement plus réduite.

Le limbe n'offre rien de remarquable : la nervure médiane présente tantôt plusieurs faisceaux (*T. reflexus*, *T. Pancheri*, *T. Balansæ*), tantôt une simple bande vasculaire (*T. decorans*, etc.), et jamais de fibres autour de ces faisceaux.

Le limbe du *T. Weinmanniæ* est plus intéressant; sous l'épiderme supérieur pourvu d'une cuticule très épaisse, on observe un exoderme formé de deux assises de cellules collenchymateuses et un tissu palissadique assez épais. Exoderme et tissu palissadique sont continus sur toute la face supérieure de la feuille même au-dessus de la nervure médiane. Cette dernière, légèrement saillante sur toute la face inférieure, possède une petite bande vasculaire, avec quelques canaux sécréteurs superposés au liber.

Le *T. Weinmanniæ* est la seule espèce du genre présentant un exoderme différencié sous l'épiderme supérieur du limbe.

Nous avons divisé ce genre, qui compte 26 espèces, de la manière suivante :

A. Fleurs en capitules (**capitulatæ**).
- *a*. Calice à pièces distinctes; fruit rectangulaire de grande taille .... *T. Balansæ*.
- *b*. Calice à pièces nulles ou peu développées; fruit discoïde, de taille ordinaire.
  - α. Disque concave. Pétales charnus, épais .... *T. subincisus*.
  - β. Disque plan. Pétales non charnus.
    - + Bractées persistantes, triangulaires, entre les fleurs. Axes épais .... *T. bracteatus*.
    - ++ Pas de bractées entre les fleurs. Axes peu épais .... *T. sessiliflorus*.

B. Fleurs en grappes (**racemosæ**).
- *a*. Feuilles souvent doublement composées pennées; grappes longues et lâches; fleurs longuement pédonculées .... *T. elegans*.
- *b*. Feuilles simplement pennées; grappes courtes, extrêmement denses.

α. Axe principal très long.
+ Pétales membraneux; feuilles à folioles grandes, membraneuses .... *T. microbotrys.*
++ Pétales charnus; feuilles à folioles coriaces, petites, aussi larges que longues..... *T. Harmsii.*
β. Axe principal très court. Inflorescence réfléchie.. *T. reflexus.*
C. Fleurs en ombelles (**umbellatæ**).
a. Inflorescence en corymbe d'ombelles pauciflores ; calice à dents bien développées, arbrisseau petit, à feuilles allongées, très petites, coriaces, épineuses.. *T. Weinmanniæ.*
b. Inflorescence en panicules d'ombelles. Calice à dents indistinctes ou peu distinctes. Arbres à feuilles non épineuses.
α. Folioles lancéolées ou linéaires, au moins trois fois plus longues que larges.
+ Folioles petites; calice tronqué............. *T. sambucifolius.*
++ Folioles grandes; calice à pièces développées...................................... *T. Murrayi* [1].
+++ Feuilles doublement composées pennées avec folioles découpées..................... *T. fruticosus.*
β. Folioles oblongues, moins de 3 fois plus longues que larges.
+ Styles soudés, au moins en partie.
× Dans leur moitié inférieure.
1. Fruits de taille ordinaire. Feuilles coriaces......................... *T. suborbicularis.*
2. Fruits de taille très petite. Feuilles membraneuses.................. *T. microcarpus.*
×× complètement (dans les fleurs ♂, ovaire avorté).
1. Folioles très asymétriques.......... *T. cissodendron.*
2. Ombelles parfaites; inflorescence courte; fleurs de taille ordinaire. Feuilles membraneuses.......... *T. pulchellus.*
3. Ombelles parfaites. Inflorescence ample; fleurs très petites. Feuilles membraneuses.................. *T. myriophyllus.*
4. Nombreuses fleurs insérées sur l'axe de l'ombelle. Feuilles petites, demi-coriaces........................ *T. nigrescens.*
+ Styles libres.
× Folioles velues sur la face inférieure... *T. mollis.*
×× Folioles glabres.
○ Non stipulées.
I. Petites.
1. Folioles sessiles, coriaces, plus longues que larges, aiguës........... *T. simabæfolius.*
2. Folioles sessiles, épaisses, nombreuses, suborbiculaires......... *T. Pancheri.*
3. Folioles membraneuses, allongées, lobées......................... *T. decorans.*

1. Figuré dans Curtis, *Botanical Magaz.*, pl. 6798, 1885.

II. Grandes.
1. Folioles trapézoïdes, de très grande taille.......................... *T. austrocaledonicus.*
2. Folioles ovales lancéolées; ombelles pauciflores...................... *T. Macgillivrayi.*
3. Folioles coriaces, oblongues, entières.......................... *T. dioicus.*
○○ Stipulées......................... *T. stipulatus.*
D. Fleurs en épis (**spicatæ**)................................ *T. cussonioides.*

Genre Sciadopanax [1].

Ce genre, créé par Seemann, comprend des plantes assez voisines des précédentes, mais dans lesquelles la partie libre de l'ovaire bicarpellé a la forme d'un cône surélevé, couronné par deux stigmates ou deux styles très courts.

Ces plantes ont en général leur inflorescence couverte de poils floconneux.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige de *Sciadopanax floccosus* présente sous l'épiderme des éléments faiblement collenchymateux, un péricycle dépourvu de fibres dans les échantillons que nous avons observés, mais possédant de grands canaux sécréteurs. Le bois possède des fibres nombreuses et des vaisseaux petits disposés souvent en files onduleuses. La moelle a ses cellules lignifiées et dépourvues de canaux sécréteurs.

2° *Feuilles :* Le pétiole, assez grêle, du *S. floccosus*, est de section triangulaire; la couche sous-épidermique est formée de cellules très peu épaisses, allongées radialement. La région stélique constitue une zone triangulaire formée de faisceaux nombreux, petits, ne présentant pas de fibres à leur voisinage. Ces faisceaux ne possèdent qu'un petit nombre de vaisseaux, et ont, de place en place, dans leur péricycle un canal sécréteur; le parenchyme central présente également quelques petits faisceaux et canaux sécréteurs épars. La même structure s'observe chez le *S. Grevei*, mais le collenchyme y est net et les canaux sécréteurs plus grands.

Le limbe, dans les espèces mentionnées ci-dessus, est homogène, ne présente pas de distinction nette en tissus palissadique et lacuneux; chez le *S. Grevei*, il est glabre, mince et pourtant

1. Seem (1865), III, p. 73.

pourvu d'une assise exodermique différenciée ; chez le *S. floccosus*, il est dépourvu d'un tel exoderme et est couvert de poils nombreux sur sa face inférieure. Ces poils floconneux comportent un axe court sur lequel s'insèrent de longues branches hyalines.

Dans tous les cas la nervure médiane, faiblement collenchymateuse, possède un petit arc vasculaire tournant sa concavité vers la face supérieure et présentant dans son péricycle quelques canaux sécréteurs.

Nous faisons rentrer dans ce genre les espèces suivantes :

Sciadopanax Boivini Seemann.
Sciadopanax Grevei Drake.
Sciadopanax floccosus (Drake) R. Vig.
Sciadopanax farinosus (Delil.) R. Vig.
Sciadopanax ferrugineus (Hiern.) R. Vig.
Sciadopanax fulvus (Hiern.) R. Vig.
Sciadopanax Preussii (Harms) R. Vig.
Sciadopanax Elliotii (Harms) R. Vig.
Sciadopanax polybotryus (Harms) R. Vig.
Sciadopanax Malosanus (Harms) R. Vig.
Sciadopanax Albersianus (Harms) R. Vig.

Genre Polyscias [1].

Ce genre comprend des arbres différant principalement du genre précédent par leur ovaire comptant plus de deux carpelles. Rien n'est plus différent d'un *Tieghemopanax* qu'un *Polyscias* à ovaire de 10 carpelles, à albumen non sillonné par les dépressions du noyau [2]. Il existe pourtant des points de contact entre les deux genres : c'est ainsi que les *Polyscias multijuga* et *Reineckei* semblent avoir indifféremment des fruits à 2 ou 3 loges ; ces deux espèces sont du reste, par leur mode d'inflorescence très différente, des *Tieghemopanax*.

Anatomie. — 1° *Tige :* Nous n'avons pu disposer que d'un petit nombre d'échantillons : le *Polyscias lancifolia*, espèce à ovaire quinquéloculaire de la section *Oligoscias* de Drake,

1. Forster, *Char. gen.*, 63, t. XXXII, 1875.
2. Voy. à ce sujet les planches de Drake.

a une tige caractérisée par son écorce à couche parenchymateuse mince et par ses canaux sécréteurs de diamètre considérable, uniquement péricycliques. Le péricycle est dépourvu de fibres.

Le bois secondaire est partagé en compartiments par des rayons unisériés à cellules lignifiées. Ce bois ne comporte qu'un nombre de vaisseaux très restreint ; la plupart des éléments sont différenciés en fibres à parois épaisses et lumière très réduite. La moelle, dépourvue de canaux, est entièrement lignifiée.

Un fragment d'un tronc âgé de *Polyscias nodosa* présente la structure suivante :

Sous le liège on trouve directement une couche d'éléments aplatis qui semble appartenir au liber secondaire. Comme dans les Araliacées le périderme est d'origine hypodermique, et que dans ce tronc âgé il n'y a plus trace de collenchyme ni de fibres péricycliques, ces éléments ont dû être exfoliés par le cloisonnement d'une assise génératrice plus profonde ; à moins, ce qui nous semble peu probable, qu'ils soient représentés par la couche située directement sous le liège. Le liber secondaire est formé de minces couches alternatives de tubes criblés et de parenchyme. Les assises parenchymateuses, cellulosiques au début, différencient des arcs de fibres qui sont d'autant plus étendus qu'ils appartiennent à des couches plus profondes, de sorte que le liber secondaire, en coupe transversale, a ses fibres réparties en des sortes de triangles dont la pointe est dirigée vers l'extérieur ; ces triangles sont régulièrement stratifiés : ils présentent des bandes alternatives de fibres et de tubes criblés.

Le bois secondaire (dont nous n'avons eu qu'une petite planche tangentielle périphérique) ne présente pas de couches annuelles distinctes ; les vaisseaux sont répartis également, au nombre de dix par millimètre carré, au milieu de la masse des fibres. Ces vaisseaux sont isolés ou le plus souvent groupés par deux ; ils sont arrondis, à lumière assez grande (100 μ en moyenne), parfois situés tout contre les rayons qu'ils semblent faire légèrement dévier. Ces vaisseaux peu allongés sont ponctués à ponctuations arrondies ou à ponctuations en boutonnières, allongées transversalement. Les fibres orientées en

files bien régulières ont une large lumière et des parois minces. Les rayons assez nombreux, mais peu élevés, n'ont guère qu'une quarantaine de μ dans leur plus grande largeur avec 3 ou 4 cellules de 10 μ de large. Ces cellules des rayons, peu épaisses et étroites, sont, en revanche, très allongées radialement puisqu'elles ont environ 100 μ de long.

Un axe principal d'inflorescence présente dans la moelle des faisceaux cribrovasculaires avec vaisseaux extérieurs. Nous ne savons pas si ces faisceaux se retrouvent à la périphérie de la moelle dans les tiges feuillées.

La tige de *Polyscias Commersonii* a une écorce très épaisse différenciée en deux zones distinctes; la couche interne, plus puissante, a des cellules à parois épaissies (mais moins épaisses que celles de la couche collenchymateuse), et présente de nombreux canaux sécréteurs dont le diamètre est variable, les canaux les plus rapprochés de la périphérie étant les plus petits. Le cylindre central est normal, dépourvu de faisceaux médullaires, mais présentant, épars dans toute la moelle, des canaux sécréteurs.

2° *Feuille :* Le pétiole énorme (son diamètre dépasse parfois 1 centimètre) de *Polyscias nodosa* a, sous l'écorce mince, un cercle externe de faisceaux libéroligneux avec arcs fibreux péricycliques. Ces faisceaux libéroligneux, contigus, développent bientôt un anneau de formations secondaires analogues à celles de la tige. A l'intérieur de ce cercle, de nombreux faisceaux sont épars; leur orientation est très variable; quelquefois deux faisceaux semblent accolés dorsalement par leur liber ou même confluent complètement. On observe également entre ces faisceaux des canaux sécréteurs dont la position est, du reste, indépendante de celle des faisceaux.

Le pétiole, également très épais (un demi-centimètre de diamètre), du *P. Commersonii*, a une écorce mince (1/15 environ du diamètre total) dont la zone parenchymateuse est extrêmement réduite, et possède de grands canaux sécréteurs. La disposition des faisceaux est la même que dans le *P. nodosa* : un cercle externe avec arcs fibreux péricycliques et canaux sécréteurs entre ces arcs; formations secondaires développées, mais plus réduites que dans l'espèce précédente ; enfin,

moelle avec des canaux et de nombreux faisceaux épars et diversement orientés.

Les pétioles grêles de *Polyscias Lantzei* (fig. 13) et de *Polyscias*

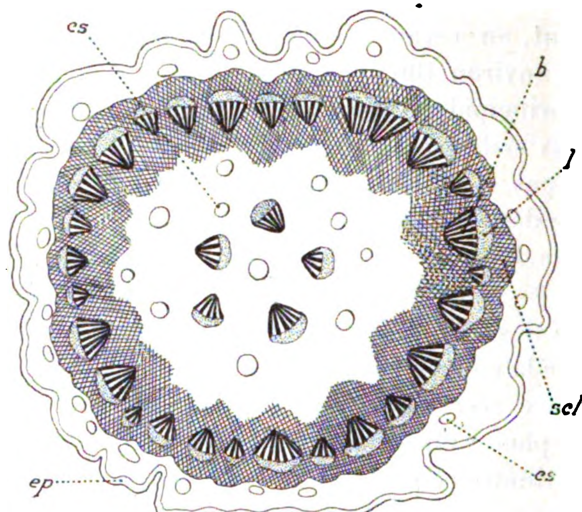


Fig. 13. — Coupe schématique d'un pétiole du *Polyscias Lantzei*. — *ep*, épiderme; *cs*, canal sécréteur; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, péricycle.

cissiflora (fig. 14) ont typiquement la même structure que les précédents, mais les formations secondaires libéroligneuses font à peu près défaut dans le premier. Le péricycle est entouré d'un endoderme bien distinct et forme une mince couche (2 assises) de cellules lignifiées. A l'intérieur du cercle normal, on observe des faisceaux dont l'orientation est très variable ; ces faisceaux, parfois très peu nombreux (*P. cissiflora*), se disposent en un cercle chez *P. Lantzei*; des canaux sécréteurs sont toujours éparpillés dans le parenchyme central.

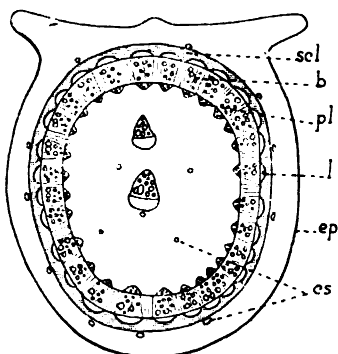


Fig. 14. — Coupe transversale schématique d'un pétiole du *Polyscias cissiflora*. — *scl*, péricycle; *b*, bois secondaire; *pl*, faisceaux primaires; *l*, liber ; *ep*, épiderme ; *cs*, canaux sécréteurs péricycliques et médullaires.

Les *Polyscias* sont, par leurs caractères anatomiques, voisins des *Tieghemopanax* : la tige est normale, à l'exception de celle

du *P. nodosa* qui possède des formations cribrovasculaires médullaires.

Les feuilles ont un pétiole avec : 1° un cercle extérieur de faisceaux libéroligneux, à liber extérieur et bois intérieur, qui confluent généralement en un anneau où se développent des formations secondaires, et 2° de nombreux faisceaux libéroligneux d'orientation très variable, et des canaux sécréteurs épars dans la moelle.

Nous proposons pour ce genre les subdivisions suivantes :

I. Sous-genre *Grotefendia* Seemann [1]. — Fleurs en épis 6-11-mères.
II. Sous-genre *Cephalopolyscias* Harms. — Fleurs en capitules, pentamères, entourées de bractéoles (faisceaux cribrovasculaires médullaires dans l'axe d'inflorescence).
Polyscias nodosa.
III. Sous-genre *Eupolyscias*. — Fleurs en ombelles, pentamères (pas de faisceaux médullaires dans l'axe d'inflorescence).

Genre Bonnierella [2].

L'unique espèce *Bonnierella tahitense* est un petit arbre à feuilles composées-imparipennées ; les folioles nombreuses allongées sont subrectangulaires, les stipules forment deux appendices foliacés soudés au pétiole sur toute leur longueur. L'inflorescence est très différente de celles que nous avons vues jusqu'ici. Cette inflorescence comprend un certain nombre d'axes sur lesquels naissent, à l'aisselle d'une petite bractée ovale acuminée, de petits axes très courts ayant tout au plus 2 millimètres de long; ces petits axes portent 2 ou 3 fleurs dont le pédoncule, de 3 millimètres environ, est nettement articulé à sa base, directement sur l'axe.

Ce mode très spécial d'inflorescence ainsi que la particularité offerte par le pédoncule floral justifient pleinement la création du genre.

Anatomie. — 1° *Tige :* La tige n'offre rien de spécial : les canaux sécréteurs corticaux ont un diamètre considérable : le cylindre central comprend un anneau normal de faisceaux libéroligneux avec anneaux sclérifiés péricyclique et péri-

1. Nous adoptons ce nom, car Seemann décrivit sous le nom de *Grotefendia cuneata* la première espèce connue de ce sous-genre.
2. R. Viguier (1905).

médullaire. La moelle contient des canaux sécréteurs.

Le pétiole, dont la moelle se résorbe tôt, comprend un cercle de faisceaux assez régulier du reste ; nous n'en avons pu observer qu'un petit fragment en mauvais état. Le pétiolule possède un arc qui comprend plusieurs faisceaux avec des canaux sécréteurs à l'extérieur et à l'intérieur de cet arc. Le collenchyme épais contient des mâcles. Les folioles ont une nervure médiane également saillante sur les deux faces et fortement collenchymateuse avec un petit arc vasculaire, pourvu de plusieurs canaux sécréteurs péricycliques.

Genre Kissodendron[1].

Ce genre ne comprend qu'une seule espèce, le *Kissodendron australianum* Seemann. Cette plante est un petit arbre à grandes feuilles composées-pennées ; l'inflorescence terminale comprend un axe sur lequel s'insèrent, en verticilles, des rameaux secondaires terminés par une grande ombelle avec involucre. Ces rameaux secondaires portent latéralement des ombelles plus ou moins rapprochées en verticilles, et présentant souvent une ou deux bractées sur leur pédoncule. Les fleurs, légèrement articulées, sont pentamères ; le calice est peu développé, la corolle comprend 5 pétales épais à préfloraison valvaire, et l'androcée 5 étamines à filets courts et anthères ovoïdes. L'ovaire, à 3-5 loges, est surmonté d'un disque légèrement convexe et de styles complètement soudés. Le fruit est bacciforme car l'endocarpe est très mince et membraneux ; cet endocarpe présente des sillons très profonds qui dépriment la surface de l'albumen qui est donc ruminé par pénétration. La structure du fruit et celle de l'ovaire à styles soudés, avait fait placer cette espèce par F. v. Mueller qui le décrivit, dans le genre *Hedera*, car il considérait l'albumen comme étant ruminé de la même manière que celui du Lierre. C'est à cette opinion, que se sont rangés Bentham et Hooker, bien que F. v. Mueller ait fait ensuite de cette plante le type d'un genre *Irvingia*[2]. Ce nom ne pouvant être main-

1. Seem. (1865), III, p. 201.
2. F. v. Mueller (1863-1864), *Fragm. Phyt. Austral.*, IV.

tenu, on doit adopter la dénomination donnée par Seemann.

Anatomie. — Nous n'avons pu étudier comme type de tige qu'un axe principal d'inflorescence (fig. 15). L'écorce, recouverte d'un épiderme à cuticule épaisse, est différenciée en deux zones bien distinctes : la couche externe, collenchymateuse, a des

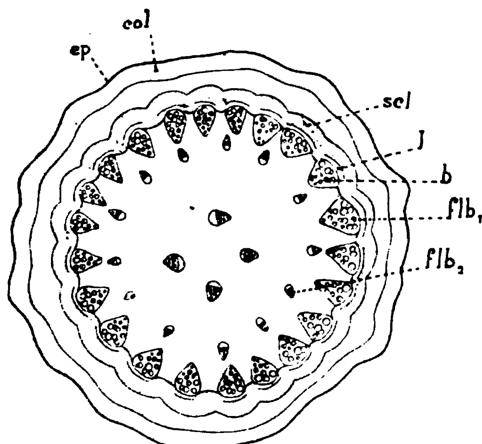


Fig. 15. — Schéma d'une coupe transversale d'un axe principal d'inflorescence du *Kissodendron australianum*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *scl*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois; flb_1, faisceaux libéroligneux ; flb_2, faisceaux cribrovasculaires médullaires. — Les canaux sécréteurs ont été omis dans ce schéma.

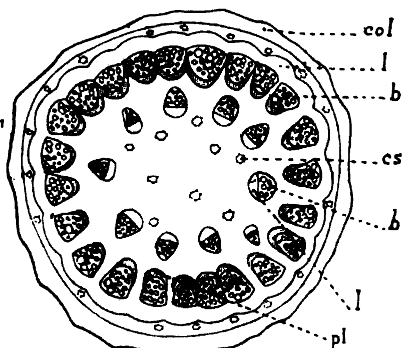


Fig. 16. — Coupe transversale schématique du pétiole du *Kissodendron australianum*. — *col*, collenchyme ; *l*, fibres péricycliques ; *b*, faisceaux libéroligneux ; *cs*, canaux sécréteurs; *pl*, fibres; *l* et *b* désignent également le liber et le bois des faisceaux inverses.

cellules à lumière large; la couche interne plus mince, possède de grands canaux sécréteurs. Le péricycle épais, est différencié en puissants arcs fibreux et présente également des canaux sécréteurs. A l'intérieur de chaque faisceau ligneux la zone périmédullaire se différencie en arcs fibreux; cette zone présente par places des canaux sécréteurs ainsi que des faisceaux cribrovasculaires très réduits à vaisseaux extérieurs. D'autres faisceaux cribrovasculaires, ayant la même orientation, s'observent dans la région centrale de la moelle.

La structure du pétiole (fig. 16) rappelle celle de la tige; il y a un cercle externe de faisceaux méristéliques et un cercle interne de faisceaux à bois tournés vers l'extérieur; de grands canaux sécréteurs, dontla lumière égale celle des cellules du parenchyme voisin, sont épars dans la moelle.

Par la structure de sa tige ayant deux cercles de faisceaux médullaires, ce genre est bien caractérisé, tandis que par celle de son pétiole il se rattache aux genres *Aralia* et *Pentapanax*.

Genre Cuphocarpus[1].

Ce genre, créé par Decaisne et Planchon, comprend des arbres ou arbrisseaux qui par tous leurs caractères se rapprochent des précédents, mais s'en distinguent par leur *ovaire uniloculaire*.

Le *Cuphocarpus aculeatus* est un arbrisseau à feuilles composées-imparipennées avec généralement 9 folioles obovales, arrondies au sommet, crénelées, à courts pétiolules. Les fleurs articulées, pentamères ou tétramères, forment de nombreuses petites grappes insérées sur un axe principal. Les anthères allongées sont portées sur un filet court; l'ovaire est surmonté d'un style conique.

Les fruits développés sont surmontés toujours de la corolle persistante à pétales cohérents. Ces fruits semblent souvent être parthénocarpiques. Tous ces caractères ne permettent pas de séparer ce genre des précédents; il présente en effet des affinités beaucoup moins marquées avec les autres Araliacées à ovaire uniloculaire.

Anatomie. — La tige possède une écorce épaisse avec de nombreux canaux sécréteurs disposés sur plusieurs rangs; le cylindre central est limité par un péricycle différencié en arcs fibreux étroits et présentant des canaux sécréteurs. Le bois secondaire présente de nombreuses fibres à parois assez épaisses et des vaisseaux épars; les rayons, larges de 3 séries de cellules, ont des éléments lignifiés, à parois épaisses ponctuées, et allongés radialement. La moelle, dépourvue de faisceaux, a ses cellules lignifiées. Elle possède de nombreux canaux épars à diamètre plus grand que celui des cellules voisines.

Le pétiole a une écorce qui présente une couche collenchymateuse très développée; le péricycle mince possède la structure habituelle.

1. Decaisne et Planchon (1854), p. 109.

Les faisceaux libéroligneux forment un anneau continu, à bois riche en fibres ; le parenchyme central à cellules vides possède de nombreux faisceaux à orientation très variable, et de grands canaux sécréteurs.

Genre Aralia [1].

Un *Aralia*, par l'ensemble de ses caractères, est très voisin d'un *Polyscias*. Ce sont les mêmes plantes à feuilles composées-imparipennées, à inflorescences le plus souvent en panicules d'ombelles, avec les mêmes fleurs articulées, pentamères, à androcée isostémone et à ovaire multiloculaire (toujours quinquéloculaire chez les *Aralia*) surmonté d'autant de styles libres qu'il y a de carpelles.

Ces genres ont pourtant été toujours très éloignés l'un de l'autre dans les diverses classifications; placés généralement dans des tribus distinctes, ils font partie, pour Seemann, de deux familles différentes. Ils diffèrent, en effet, par la préfloraison de la corolle qui est imbriquée chez les *Aralia*, tandis qu'elle est valvaire chez les *Polyscias*. Ce caractère n'a pourtant qu'une faible importance, surtout quand, dans ces deux genres, on trouve des espèces à fleurs semblables et à pétales cohérents en calyptre.

Les *Aralia* peuvent, en outre, présenter un ensemble de caractères qui ne se rencontrent que très rarement chez les *Polyscias* : Les *Aralia* sont des arbrisseaux rameux, souvent épineux, dont les feuilles sont toujours composées-pennées à plusieurs degrés; les drupes (très souvent décrites comme baies) ont un exocarpe charnu, épais, et un endocarpe mince réduit à une membrane qui revêt plus ou moins intimement le tégument de la graine avec lequel il est confondu généralement sous le nom de spermoderme.

Anatomie. — 1° *Tige* (fig. 17) : L'anatomie de la tige nous fournit un caractère important qui doit entrer dans la définition du genre au même titre que les caractères floraux : à l'intérieur du cercle normal de faisceaux libéroligneux, il existe à la périphérie de la moelle un cercle de faisceaux cribrovasculaires

1. Tournefort, *Linn. Syst.*, édit. I, 1735; *Gen.*, éd. I, 1737.

dont la partie vasculaire est tournée vers l'extérieur. Ces faisceaux sont dépourvus de formations secondaires.

Une tige jeune d'*Aralia racemosa*, par exemple, présente une écorce très mince avec petits canaux sécréteurs dans le collenchyme et avec endoderme lignifié. Le péricycle épais est différencié en arcs fibreux dans sa partie profonde, tandis que les cellules sous-endodermiques sont simplement lignifiées. — Les faisceaux libéroligneux nombreux et distincts, de taille variable, circonscrivent une moelle très large dont les cellules perdent de très bonne heure leur contenu. Les faisceaux cribrovasculaires sont situés dans la zone périmédullaire tout contre les faisceaux normaux, généralement vis-à-vis des faisceaux libéroligneux de petite taille.

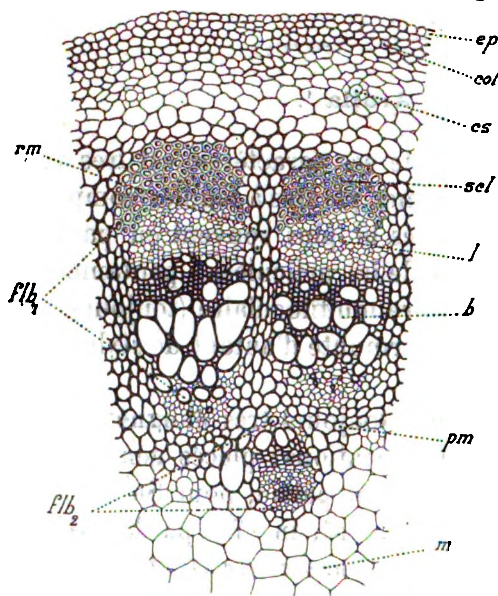


Fig. 17. — Fragment d'une coupe transversale de tige de l'*Aralia racemosa*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *cs*, canal sécréteur; *scl*, arcs fibreux péricycliques; *l*, liber; *b*, bois; *pm*, zone périmédullaire; flb_2 faisceau cribrovasculaire médullaire; flb_1 faisceaux libéroligneux; *rm*, rayon.

Tous les autres *Aralia* présentent cette structure ou une structure très voisine[1] : *Aralia nudicaulis*, *A. cordata*, *A. cachemirica*, *A. chinensis*, *A. urticæfolia*, *A. montana*, *A. spinosa*, *A. dasiphylla*, *A. hispida*, *A. hypoleuca*, etc.

1. Dans son travail, Cedervall, qui a dû étudier des échantillons cultivés dans les jardins botaniques sans s'assurer de leur détermination, et étiquetés presque tous sous les noms d'*Aralia* et de *Panax*, signale l'*A. dasiphylla* et l'*A. spinosa* comme étant dépourvus de faisceaux médullaires. Son *A. spinosa* doit être l'*Acanthopanax spinosus*. L'auteur, n'ayant pas cherché à déterminer ces plantes, n'a pu dégager aucune conclusion de son travail. Il aurait pu voir notamment que toutes ses « Araliacées avec faisceaux médullaires » étaient de vrais *Aralia*.

L'*Aralia ferox* (fig. 18) seul fait exception et présente une tige à structure normale, tandis que tous ses caractères extérieurs le relient étroitement aux espèces précédentes.

2° *Feuille :* La structure du rachis est absolument celle de la tige ; on peut trouver dans toutes les espèces pourvues de faisceaux médullaires dans la tige, un cercle de faisceaux inverses

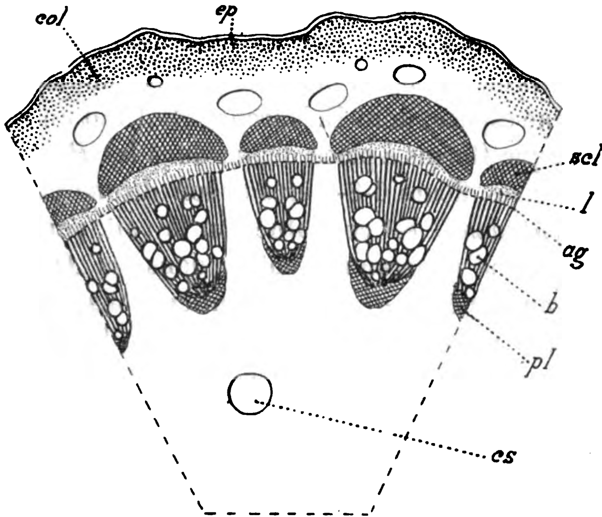


Fig. 18. — Portion schématique d'une tige de l'*Aralia ferox*. — *col*, collenchyme; *ep*, épiderme; *scl*, sclérenchyme ; *l*, liber; *ag*, assise génératrice ; *b*, bois; *pl*, zone périmédullaire; *cs*, canaux sécréteurs.

dans le pétiole à l'intérieur d'un cercle de faisceaux normalement orienté. L'*Aralia ferox* est dépourvu de faisceaux inverses.

En résumé, le genre *Aralia* peut, en outre des caractères de morphologie externe que nous avons énoncés plus haut, être défini par les caractères anatomiques suivants :

Tige avec faisceaux médullaires inverses (sauf chez *A. ferox*).

Feuille : Rachis avec 2 cercles de faisceaux distincts, le cercle interne ayant son bois régulièrement orienté vers l'extérieur (sauf chez *A. ferox*).

Il est ainsi nettement séparé des genres précédemment étudiés.

Le genre *Aralia* pourra être divisé de la sorte :

1° *Pseudaralia*, pas de faisceaux médullaires (*A. ferox*).

2° *Euaralia*, des faisceaux médullaires.

Les *Euaralia* pourront être subdivisés à leur tour comme l'a fait M. Harms.

Genre Pentapanax [1].

Sous le nom générique de *Pentapanax* on place un certain nombre d'espèces voisines des *Aralia* s'en distinguant, les unes par leurs fleurs en grappes à styles plus ou moins soudés, les autres, à fleurs en ombelles, par leurs styles complètement soudés. Enfin une espèce, dont E. Marchal avait fait un genre *Coudenbergia* et que Harms a placé depuis dans les *Pentapanax*, se distingue par ses fleurs 6-8-mères et son disque concave, etc. Le genre *Pentapanax* est constitué, on le voit, par des espèces disparates qui ne pourraient rentrer dans les *Aralia* sans en troubler l'homogénéité. — Nous maintiendrons, au moins provisoirement, ce genre, malgré sa constitution hétérogène.

Anatomie. — 1° *Tige :* Nos recherches sur l'anatomie de la tige ont porté sur un petit nombre d'échantillons. Nous pouvons tout d'abord retenir l'absence de faisceaux cribrovasculaires dans la moelle : n'ayant pu pousser dans le détail l'étude de ces plantes, nous nous bornons à nous demander si le caractère, précis plus que tout autre, de la présence ou de l'absence de faisceaux médullaires ne pourrait fournir une délimitation commode et naturelle des deux genres ; l'*Aralia ferox* ne pourrait-il, par exemple, être placé au voisinage du *Pentapanax angelicifolius* ? [2].

Dans les types étudiés, *P. Leschenaultii* et *P. parasiticus* par exemple, l'écorce est mince, pauvre en canaux ; le périderme, précoce, donne des couches épaisses de liège dur dont les cellules, à petite lumière, ont des parois épaisses. Le péricycle différencie un petit nombre d'arcs fibreux ; le liber secondaire, bien stratifié, possède dans ses assises parenchymateuses de nombreux canaux sécréteurs à contenu rougeâtre.

1. Seemann (1864), II, p. 294.
2. Dont nous n'avons pu étudier la tige; il va de soi que si cette espèce, à feuilles composées-pennées à plusieurs degrés, possède dans sa tige des faisceaux médullaires, on devra la faire entrer dans le genre *Aralia*.

Le bois secondaire est très riche en fibres; il présente des zones annulaires constituées généralement par une assise de grands vaisseaux, tandis que, de place en place, on observe, au milieu de la masse des fibres, de petits vaisseaux. La moelle lignifiée dans sa partie externe, et parenchymateuse dans la région centrale, semble présenter des canaux sécréteurs.

Le pétiole a, sous une écorce assez épaisse et sous une couche

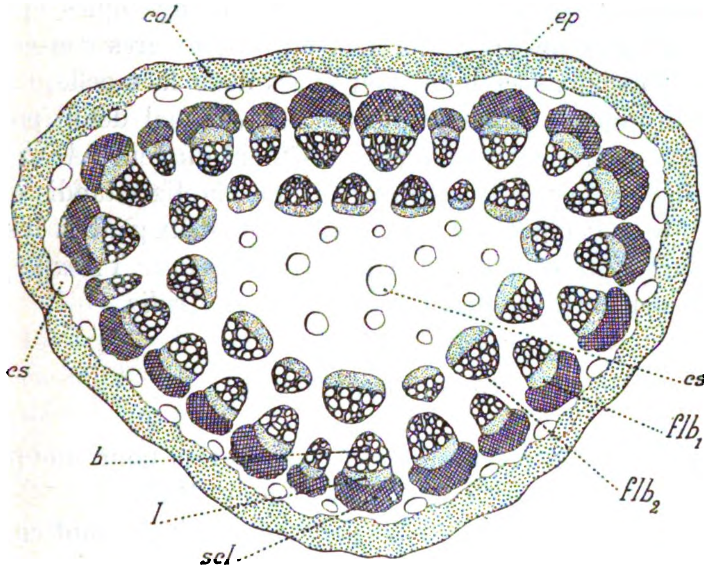


Fig. 19. — Coupe schématique d'un pétiole de *Pentapanax Warmingianus*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, fibres péricycliques; flb_1, faisceaux normaux; flb_2, faisceaux inverses.

festonnée de fibres péricycliques lignifiées, un cercle de faisceaux libéroligneux bien distincts séparés par des rayons parenchymateux et dépourvus de fibres péridesmiques en dedans des vaisseaux. La moelle possède des faisceaux inverses et est dépourvue de canaux sécréteurs.

L'anatomie du *P. Warmingianus* n'éloigne pas cette plante des précédentes : la tige possède une écorce épaisse où la distinction en une couche collenchymateuse et une couche parenchymateuse est assez difficile. L'écorce possède de nombreux canaux sécréteurs. La stèle possède des faisceaux libéroligneux normaux et un péricycle ayant subi la différenciation habituelle en fibres et canaux. La moelle, bien développée, présente des

canaux sécréteurs épars et est dépourvue de faisceaux médullaires.

La structure du pétiole (fig. 19) est celle que nous avons rencontrée habituellement chez les *Aralia* et les *Pentapanax* : Sous une écorce mince, collenchymateuse, on observe deux cercles de faisceaux distincts ; les faisceaux internes ont leur bois tourné vers l'extérieur. Les faisceaux libériens du cercle externe sont surmontés d'arcs fibreux péricycliques épais et contigus, avec un canal sécréteur entre deux arcs consécutifs. D'autres canaux sécréteurs sont épars dans la moelle.

En résumé, le genre *Pentapanax*, assez mal défini par ses caractères extérieurs, se sépare aisément du genre *Aralia* par l'absence de faisceaux médullaires dans la tige, tandis que la structure de la feuille est la même dans les deux genres. Il serait peut-être juste de placer parmi les *Pentapanax*, l'*Aralia ferox* que sa structure éloigne de tous les autres *Aralia*.

Genre Cephalaralia [1].

Ce genre a été récemment créé par Harms pour une plante australienne, le *Panax cephalobotrys* F. v. Mull.

Les feuilles, comme dans les genres précédents, sont composées-imparipennées, mais ici elles n'ont que 3 folioles. — Les fleurs ont une corolle à préfloraison imbriquée, comme celle des *Aralia* et des *Pentapanax* ; mais l'ovaire ne compte que deux carpelles surmontés de styles libres. Enfin, autre différence avec les deux genres précédents, les fleurs sont en capitules.

Les caractères qui séparent le genre *Cephalaralia* des *Aralia* sont, en résumé, de même ordre que ceux qui séparent les *Tieghemopanax* des *Polyscias*.

Anatomie. — 1° *Tige* (fig. 20) : La tige est caractérisée par une écorce très mince présentant, du reste, les caractères habituels.

Le bois, dans lequel les vaisseaux sont peu nombreux, a des fibres à lumière large et parois minces, et des rayons étroits. Ces vaisseaux sont ponctués à ponctuations arrondies.

1. Harms (1896), p. 22.

La moelle a des cellules réduites à leur membrane cellulosique; elle est dépourvue de canaux et de fibres.

2° *Feuille* (fig. 21-22) : Le pétiole, grêle, possède sous l'épiderme une écorce mince divisée en deux couches; la couche collenchymateuse dépourvue de canaux sécréteurs comprend 3 ou 4 assises de cellules à parois relativement minces et uniformément épaissies.

La région stélique comprend un certain nombre (10 environ) de faisceaux libéroligneux contigus, disposés suivant un seul cercle; leur ensemble dessine, dans la coupe, un anneau festonné; une couche péricyclique de fibres recouvre les faisceaux d'un anneau festonné ininterrompu. Les canaux sécréteurs se trouvent régulièrement inclus dans la partie externe des fibres péricycliques, dans le plan médian de chaque faisceau.

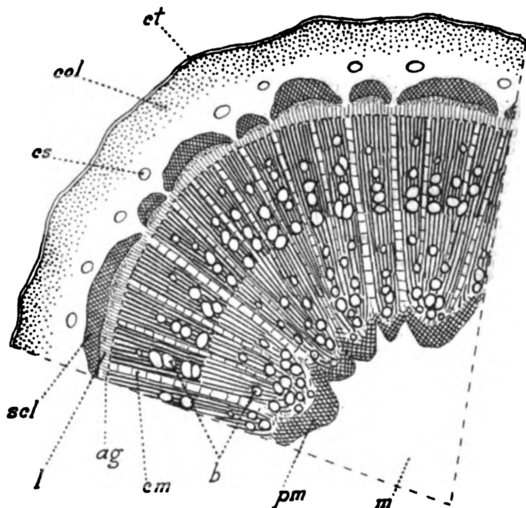


Fig. 20. — Coupe transversale schématique d'une tige de *Cephalaralia cephalobotrys*. — *ct*, cuticule: *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs péricycliques; *scl*, arcs fibreux péricycliques; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *cm*, rayons; *b*, bois; *pm*, zone périmédullaire; *m*, moelle.

La moelle est dépourvue de canaux sécréteurs.

Le limbe membraneux est dépourvu d'exoderme collenchymateux. La différenciation, en tissus palissadique et lacuneux, est peu marquée; les cellules, toutes semblables, sont simplement plus serrées, et à chlorophylle plus abondante sous l'épiderme supérieur.

La nervure médiane, épaisse, est fortement saillante sur la face supérieure. Les faisceaux libéroligneux forment une bande large, légèrement repliée sur ses bords, avec, sur la face dorsale, une large bande de fibres péricycliques et, sur la face ventrale, une plage fibreuse emplissant la concavité de l'arc

vasculaire. Les canaux sécréteurs sont différenciés au milieu de ces fibres. Entre les fibres dorsales et l'épiderme inférieur, il existe une couche collenchymateuse assez mince, tandis qu'entre les fibres ventrales et l'épiderme supérieur, se trouvent une bande

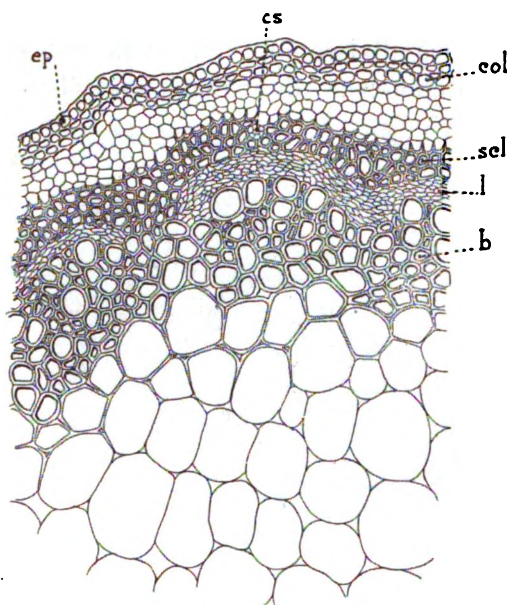


Fig. 21. — Fragment d'une section transversale du pétiole du *Cephalaralia cephalobotrys*. — *ep*, épiderme; *cs*, canal sécréteur; *col*, collenchyme; *scl*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois.

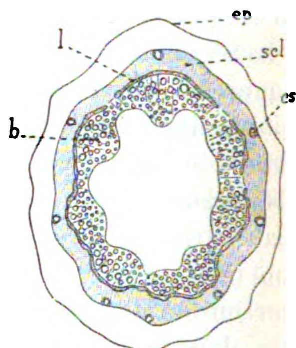


Fig. 22. — Coupe transversale schématique d'un pétiole du *Cephalaralia cephalobotrys*. — Mêmes lettres que pour la figure 21.

de tissu chlorophyllien, en continuité avec le tissu palissadique, et une couche de collenchyme, qui forme sur la face supérieure une crête assez développée. Ce genre est nettement défini anatomiquement par l'absence de faisceaux et de canaux médullaires, et par la disposition des canaux sécréteurs encastrés dans le plan médian des arcs fibreux péricycliques des faisceaux du pétiole.

Genre Motherwellia [1].

Ce genre, dont nous n'avons pu nous procurer d'exemplaire, est très voisin du précédent : il en diffère par ses fleurs en ombelles, et par ses deux styles soudés jusqu'au sommet. Les feuilles n'ont, comme dans le *Cephalaralia*, que 3 folioles. On n'en connaît qu'une seule espèce, le *Motherwellia haplosciadea*.

1. F. v. Mueller, *Fragment. phytograph. Austral.*, VII, p. 107, 1870.

Répartition géographique.

1° Les Polysciées vraies sont localisées dans les régions tropicales de l'ancien monde.

Le genre *Tieghemopanax* est presque exclusivement néocalédonien. La majorité des espèces se rencontre à la Nouvelle-Calédonie : ce sont des arbres peu ramifiés habitant les bois, tantôt recherchant les endroits sombres et humides (*T. sessiliflorus*), tantôt peuplant les collines arides, ferrugineuses, de l'intérieur (*T. suborbicularis, pulchellus*, etc.) ou descendant jusqu'à la région du littoral, comme le *T. Pancheri* qui a été recueilli au voisinage de la baie du Prony, par notre aimable correspondant M. Le Rat. — Le *T. Weinmanniæ* est un petit arbrisseau formant des touffes roussâtres dans les massifs serpentineux du Couigi.

La seule région de la terre où se rencontrent des espèces nombreuses qui peuvent rentrer dans le genre sans en troubler l'homogénéité est la côte orientale de l'Australie où les *T. mollis*, *T. Macgillivrayi*, *T. Sambucifolius*, *T. Murrayi*, ont été signalés, ainsi que l'île de Lord Howe (située entre la Nouvelle-Calédonie et le continent australien) où on a recueilli le *T. cissodendron*.

Parmi les espèces autraliennes, le *T. Murrayi* est celui qui semble avoir la plus grande extension puisqu'il a été signalé, par F. v. Muller, à Twolfold Bay au sud-est de l'Australie (N. S. Wales) et, par Dallachy, à la baie de Rockingham dans le Queensland et que, même, il passe au sud-est de la Nouvelle-Guinée.

Le *Panax fruticosum* de Linné, qui peut être rangé parmi les *Tieghemopanax*, se trouve dans l'Inde. Toutefois, il est difficile, à moins de longues recherches, de se prononcer sur la répartion et même sur la position de cette espèce, qui est cultivée, de même que le *Polyscias Rumphiana*, dans presque toutes les régions chaudes.

Les îles de l'Afrique orientale, principalement Madagascar, constituent un autre centre important où sont groupées de nombreuses espèces, mais presque toutes ces espèces ont un *ovaire multiloculaire*. Toutes les espèces du sous-genre *Grotefendia* sont uniquement localisées à l'Ile Maurice.

Presque tous les *Polyscias* vrais se rencontrent à Madagascar, mais les données incomplètes des collecteurs ne nous permettent pas de nous faire une idée du détail de leur répartition dans l'île. Une seule espèce présente 2 carpelles ; nous en avons fait un *Tieghemopanax* (*T. cussonioides*) pour la commodité de la classification, bien que par son port et par son inflorescence, elle s'éloigne notablement des espèces calédoniennes et se rapproche davantage des *Polyscias* vrais. Enfin le genre *Cuphocarpus*, qui, par ses caractères, se rapproche également des espèces précédentes, est propre à Madagascar.

Le genre *Sciadopanax*, bien différent des autres par son ovaire, est exclusivement africain. Il en existe trois espèces à Madagascar (*Sc. Boivini*, *Sc. floccosus* et *Sc. Grevei*) qui représentent, probablement au même titre que les *Cussonia*, un élément africain dans la flore de l'île.

Les espèces récoltées en divers points de l'Afrique montrent que ce genre doit y être abondamment représenté : les expéditions faites dans l'Afrique orientale allemande ont fait connaître : le *S. Elliotii* dans les massifs de Rüwensori, sous l'équateur, entre les lacs Albert-Nianza et Albert-Édouard ; le *S. Albersianus* et le *S. polybotryus* au sud-est du lac Victoria-Nianza (ou Sambara), le *S. Malosanus* au mont Malosa (Nyassa Land).

Le *S. Preussii* a été recueilli dans la Cameroun, le *S. fulvus* à Fernando-Po, les *S. farinosus* et *ferrugineus* en Abyssinie. Toutes ces espèces croissent, en somme, dans des régions montagneuses.

Les genres *Bonnierella* et *Kissodendron* qui s'éloignent notablement des précédents ont été signalés, le premier à Tahiti, le second dans l'Australie orientale.

2° Les *Araliées* (*Aralia*, *Pentapanax*) sont des plantes habitant pour la plupart les régions tempérées de l'hémisphère nord.

Le genre *Aralia* est localisé dans l'Asie orientale et en Amérique du Nord.

Les *A. nudicaulis*, *A. hispida*, *A. spinosa*, *A. racemosa* habitent le Canada et les États-Unis ; on a signalé quelques espèces au Mexique, *A. humilis*, *A. brevifolia*, *A. Regeliana*, dans les

régions élevées; enfin l'*A. soratensis*, décrit par Marchal, est l'espèce la plus méridionale du genre, puisqu'il a été récolté en Bolivie aux environs de San-Pedro, par 18° de latitude; c'est la seule espèce de l'hémisphère austral.

Un grand nombre d'espèces ont été signalées en Chine, au Japon (*A. Henryi*, *A. edulis*, *A. chinensis*, *A. Fargesii*, *A. atropurpurea*, *A. Yunnanensis*, etc.).

Les espèces deviennent généralement épineuses dans l'Asie méridionale; ce sont l'*A. cachemirica*, l'*A. armata*, l'*A. Thomsonii*. L'archipel Malais possède l'*A. javanica*, l'*A. dasyphylla* (signalé aussi à Canton), l'*A. urticæfolia* et l'*A. montana*.

Enfin aux Philippines, Cuming a récolté l'*A. hypoleuca*.

Le genre *Pentapanax* est représenté principalement dans les régions montagneuses de l'Inde : le *P. subcordatus* dans les monts Khasia, le *P. racemosus* dans le Sikkim, le *P. parasiticus* dans le Népal (Kumaon), le *P. Leschenaultii* dans le Sikkim, la Birmanie, à Ceylan.

Les *P. Henryi* et *P. Delavayanus* ont été récoltés dans la Chine orientale. Le *P. Warmingianus* est brésilien.

3° Les *Mothervelliées* (*Mothervellia* et *Cephalaralia*) habitent l'Australie.

Résumé.

En résumé, la tribu des *Polysciinées* comprend des plantes à feuilles *composées-imparipennées*, inflorescences terminales, fleurs *articulées* à androcée *isostémone*; graines à allumen non ruminé, ou ruminé par pénétration. Elle peut être divisée de la manière suivante :

A. *Polysciées*. — Corolle à préfloraison valvaire. Plantes arborescentes des régions tropicales, principalement développées en Océanie et à Madagascar. Pétiole des feuilles comprenant un anneau de faisceaux libéroligneux contigus, développant souvent des formations secondaires, à l'intérieur duquel s'observent, dans presque toutes les espèces, des faisceaux à orientation très variable.

I. Ovaire pluriloculaire.

a. 2 carpelles. Disque plan ou concave........... I. *Tieghemopanax*.

b. 2 carpelles. Disque conique. Inflorescence souvent velue; albumen ruminé................. II. *Sciadopanax*.

c. 2 carpelles. Ombelles à pédoncule extrêmement court et pédoncule floral articulé à sa base................................ III. *Bonnierella*.

d. Plus de 2 carpelles. Styles libres.............. IV. *Polyscias*.
Fleurs en épis, 6-10-mères, pas de faisceaux médullaires dans la tige S.-g. *Grotefendia*.
Fleurs en ombelles, pas de faisceaux médullaires dans la tige. S.-g. *Eupolysias*.
Fleurs en capitules, 5-mères, des faisceaux médullaires. S.-g. *Cephalopolyscias*.
e. Plus de 2 carpelles; disque conique; styles soudés; tige avec faisceaux médullaires: pétiole ayant la structure des pétioles d'*Aralia*; albumen ruminé......................... V. *Kissodendron*.
II. Ovaire uniloculaire. Structure des *Polyscias*....... VI. *Cuphocarpus*.

B. *Araliées*. — Corolle à préfloraison imbriquée. Arbrisseaux ou herbes habitant généralement les régions tempérées de l'hémisphère nord (Eu-Araliées) ou l'Australie (Motherwelliées). Pétiole ayant généralement des faisceaux libéroligneux distincts sans formation secondaires abondantes, et disposés en deux cercles. Les faisceaux du cercle interne ayant leur bois tourné vers la périphérie.
a. *Eu-Araliées*. Ovaire 5-carpellé. — Feuilles à nombreuses folioles.
1. Fleurs en ombelles. Styles libres. Tige avec faisceaux cribro-vasculaires médullaires (sauf *A. ferox*). Feuilles composées-pennées à plusieurs degrés...................................... VII. *Aralia*.
2. Fleurs en ombelles ou en grappes. Styles soudés. Pas de faisceaux médullaires. Feuilles généralement composées-pennées simplement......... VIII. *Pentapanax*.
b. *Motherwelliées* — Ovaire 2-carpellé. Feuilles à 3 folioles. Tige dépourvue de faisceaux et de canaux sécréteurs médullaires. Pétiole avec un seul cercle de faisceaux; canaux sécréteurs localisés dans le plan médian des arcs fibreux péricycliques et enfoncés en coin dans chacun d'eux.
Fleurs en capitules. Styles libres............... IX. *Cephalaralia*.
Fleurs en ombelles. Styles soudés.............. X. *Motherwellia*.

Ce groupement, que nous donnons des genres, est assez naturel : les *Cephalopolyscias* et *Kissodendron* se rapprochent des Araliées par leurs faisceaux médullaires. Les *Sciadopanax* et *Kissodendron*, par leur disque conique et les sillons profonds de leur albumen ruminé par pénétration, sont très rapprochés, mais le premier se distingue nettement du second, par son ovaire biloculaire et l'absence de faisceaux médullaires dans la tige. La limite la plus naturelle des *Aralia* et *Pentapanax* semble être la présence ou l'absence de faisceaux médullaires : l'*A. ferox* devrait être rangé parmi les *Pentapanax*.

3. — SCHEFFLÉRINÉES

Schefflera. — *Dizygotheca.* — *Boerlagiodendron.* — *Trevesia.* — *Brassaiopsis.* — *Tetrapanax.* — *Echinopanax.* — *Didymopanax.* — *Gilibertia.* — *Mesopanax.* — *Harmsiopanax.*

Genre Schefflera [1].

Ce genre, le plus riche de la famille, est limité aux espèces à feuilles *composées-palmées*, à fleurs *non articulées* sur le pédoncule, 5 à n-mères, et à graines pourvues d'un albumen *non ruminé.*

En définissant ainsi les *Schefflera*, Harms y a incorporé toute une série de genres établis antérieurement, de sorte que, tel qu'il est actuellement compris, le genre est composé de :

1° *Schefflera* (type) : ovaire à 5-10 loges surmonté d'autant de styles libres très courts, enfoncés dans le disque très développé lors de l'épanouissement de la fleur, et s'allongeant ultérieurement. 2 espèces : *S. digitata* (8-10 carpelles), *S. vitiensis* (5 carpelles).

2° *Heptapleurum* [2] Gärtn., ovaire à 5-n carpelles surmonté de styles soudés très courts ; stigmates subsessiles.

3° *Agalma* [3] Miq., ovaire à 5-7 carpelles. Styles soudés, longs, fleurs souvent en grappes.

4° *Sciadophyllum* [4] P. Br., fleurs 4-5-mères avec ovaire à 3-5 loges, styles libres ou soud vers la base, pétales cohérents en calyptre.

5° *Brassaia* [5] Endlicher, fleurs sessiles en capitules avec bractées entre les fleurs. Ovaire à 10-12 loges.

6° *Parapanax* [6] Miquel. Ovaire semi-infère à 10-14 loges; disques peu développés surmontés de styles soudés sur une

1. Forster, Char. gen. 45, t. XXIII (1775).
2. Gaertner, Fruct. II, 472, t. CLXXVIII (1791).
3. Miq. I, 1, p. 751, t. II (1855).
4. Blume, Bydr. 875 (1826).
5. Endlicher, Nov. Sterp., Dec., I, 89 (1839).
6. Miq. Suppl. 338 (1860).

partie de leur longueur, et se recourbant fortement vers le dehors dès qu'ils sont libres [1].

De nombreux échantillons qui viennent de nous parvenir nous permettront de refaire une étude du groupe qui actuellement nous semble hétérogène et doit probablement être remanié. Nous ne pourrons, toutefois, nous faire une opinion qu'après un examen détaillé de toutes les espèces. Nous nous bornerons ici à examiner, quant à leur structure, un petit nombre d'espèces.

Anatomie. — 1° *Tige :* Dans la tige du *Schefflera venulosa*, on ne trouve pas de collenchyme bien différencié dans l'écorce ; cette écorce est presque dépourvue de canaux sécréteurs, ces derniers étant au contraire assez abondants dans le péricycle. Nous rappelons que dans cette espèce, Cedervall prit les bandes aplaties et épaisses formées par les tubes criblés ayant cessé leur fonctionnement pour un tissu spécial (collenchymbast) et nota dès lors dans cette plante l'absence de tubes criblés. La moelle possède des petits canaux épars au milieu d'un parenchyme plus ou moins lignifié.

La tige du *Schefflera parasitica* n'offre rien de remarquable ; elle possède une moelle réduite, un bois secondaire à vaisseaux isolés, assez petits, et peu nombreux, à rayons plus ou moins onduleux, un péricycle avec un petit nombre d'îlots fibreux plus ou moins circulaires en coupe transversale.

La tige du *Schefflera polybotrya* diffère peu de celle des espèces précédentes ; le péricycle forme toujours des îlots fibreux plus ou moins circulaires, la moelle a des canaux sécréteurs épars. Le bois secondaire n'a pas un nombre restreint de vaisseaux comme celui du *S. parasitica*.

Même structure de la tige chez le *Schefflera stellata* et chez le *Schefflera elliptica*, qui possède une moelle assez développée.

Chez le *Schefflera octophylla* (*Agalma*) la tige a un collenchyme bien différencié, un péricycle différencié en nombreux îlots fibreux formant des arcs recouvrant les faisceaux, et une moelle large, à cellules réduites à leur membrane de cellulose,

1. On pourrait ajouter à cette liste : *Paratropia*, DC. Prodr. IV, 266 ; ***Astropanax*** Seemann, III, 176 (1865) ; *Actinophyllum* Ruiz et Pav. Prodr. 51, t. VIII (1794) ; *Actinomorphe* Miq. Comm., Phyt. 102 (1840).

avec un cercle de petits canaux sécréteurs périmédullaires.

Le *Schefflera Baillonii* (*Gastonia Heptapleurum* Bn) a une écorce bourrée de mâcles, dépourvue de canaux (?); les îlots péricycliques sont très peu développés, la moelle est dépourvue de canaux sécréteurs.

Le *Schefflera Volkensii* a un collenchyme mal différencié, un péricycle possédant de petits îlots fibreux, étroits formant

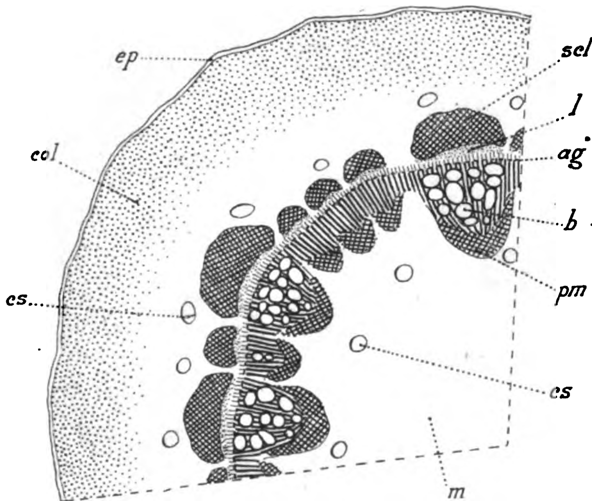


Fig. 23. — Schéma d'une coupe transversale de tige du *Schefflera octophylla*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *m*, moelle; *pm*, zone périmédullaire; *b*, bois; *ag*, assise génératrice; *l*, liber; *scl*, arcs fibreux péricycliques.

des arcs épais. Dans le parenchyme libérien, on trouve de petits canaux sécréteurs qui sont disposés suivant des cercles concentriques. Le bois secondaire, à rayons onduleux, unisériés, a des vaisseaux peu nombreux, bien que fréquemment groupés radialement par 2 ou 3 au milieu de fibres à parois peu épaisses.

2° *Feuille :* Le pétiole possède une structure assez constante : Si nous examinons un pétiole de *Schefflera rigida*, nous trouvons, sous le collenchyme, un certain nombre de grands canaux sécréteurs assez régulièrement espacés, au milieu d'un parenchyme dont les cellules sont environ deux fois plus grandes que les cellules de collenchyme. Sous ce tissu, on trouve de nombreux faisceaux libéroligneux à bois ventral et

liber dorsal; ces faisceaux sont contigus, alternativement grands et petits, les petits faisceaux étant situés un peu plus profondément que les grands; tous ces faisceaux sont recouverts de larges arcs péricycliques à fibres épaisses, et ont

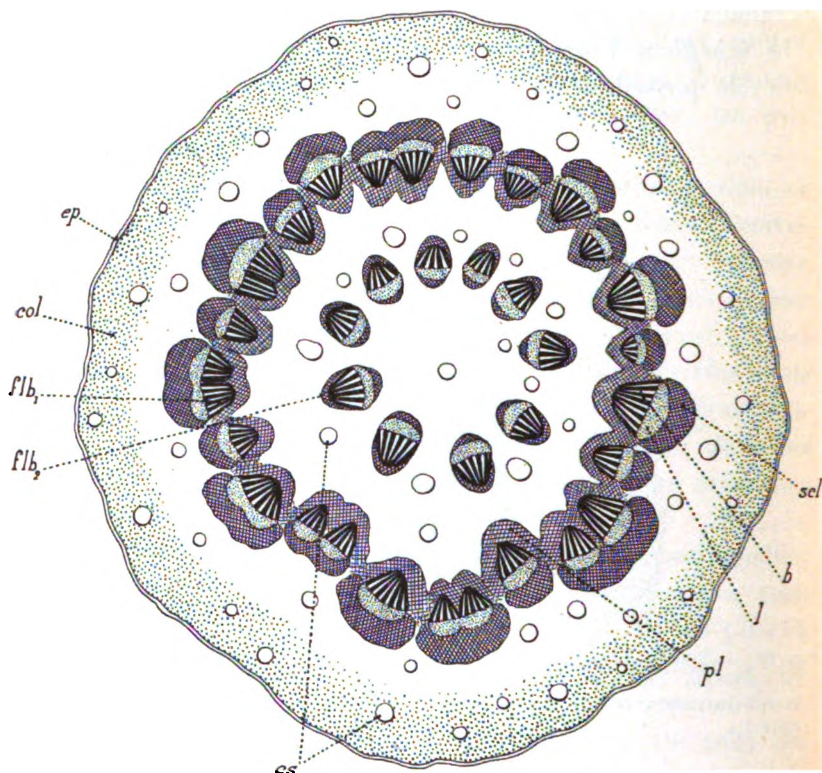


Fig. 24. — Schéma d'une coupe transversale du pétiole du *Schefflera Volkensii*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; flb_1, faisceaux normaux; flb_2, faisceaux inverses; *cs*, canaux sécréteurs; *pl*, fibres péridermiques; *l*, liber; *b*, bois; *scl*, fibres péricycliques.

leur bois également entouré par une couche fibreuse. En dedans et au voisinage de ces faisceaux, il existe également d'autres faisceaux à liber tourné vers l'intérieur. Ces faisceaux inverses sont assez irrégulièrement répartis; le centre du pétiole est occupé par une lacune. — Le pétiole de *Schefflera aromatica* a une structure assez voisine, il présente les mêmes grands canaux sous-collenchymateux, et un cercle extérieur de faisceaux à liber dorsal et bois ventral, pourvus d'arcs fibreux péricycliques. Les faisceaux inverses, situés à l'intérieur, forment

un cercle assez régulier, séparé du précédent par une couche plus épaisse de cellules dans laquelle on peut trouver de grands canaux sécréteurs. Les cellules de la moelle sont plus grandes, à parois minces, et doivent se résorber à la longue. La moelle est dépourvue de canaux sécréteurs.

Le *Schefflera Volkensii* diffère des précédents par la présence de canaux sécréteurs, assez grands, situés dans la couche collenchymateuse, et par l'absence de grands canaux dans la couche sous-jacente. On y observe également deux cercles de faisceaux, les faisceaux du cercle interne ayant une orientation inverse. Ce pétiole est plus nettement symétrique par rapport à un plan que celui des précédentes espèces, car l'écorce forme une couche plus épaisse sur la face dorsale ; le cercle externe, du côté ventral, a des faisceaux plus petits et placés côte à côte, tandis que dorsalement, il possède des faisceaux plus grands. Les cellules de la moelle ont des parois épaisses ; il ne doit pas se former de lacune. Entre les deux cercles de faisceaux, on trouve des canaux sécréteurs. Le pétiole, beaucoup plus épais, du *S. Mannii*, rappelle le précédent par la présence de petits canaux dans le collenchyme. Les faisceaux du cercle externe, inégalement profonds, sont séparés par des bandes de parenchyme. Le cercle interne entoure une large moelle non résorbée, formée de cellules à parois lignifiées, et possédant quelques canaux sécréteurs. — Dans le pétiole du *S. Khasiana*, il y a des canaux sécréteurs (?) dans le collenchyme, les faisceaux de l'anneau externe sont alternativement grands et petits, les petits étant plus internes que les grands. Tous ces faisceaux sont recouverts d'arcs fibreux péricycliques très épais. Les faisceaux inverses sont placés vis-à-vis des petits faisceaux et presque en contact avec eux par leur bois, de sorte que la moelle est très large. Cette moelle, formée de cellules à parois très minces, est remplacée, dans la feuille âgée, par une lacune. Le pétiole du *Schefflera abyssinica* a de nombreux petits canaux dans le collenchyme ; les faisceaux du cercle externe sont petits, allongés, séparés par de larges rayons ; ceux du cercle interne sont plus nombreux. Tout cet ensemble de faisceaux est noyé dans un anneau de petites cellules lignifiées, tandis qu'au centre se trouvent des cellules plus grandes, à parois minces.

Le pétiole du *Schefflera elliptica* a de petits canaux qui semblent localisés dans la couche sous-collenchymateuse. Le cercle externe est formé de faisceaux contigus, petits, dont l'ensemble dessine un anneau festonné. Les faisceaux inverses semblent assez irrégulièrement disposés et sont séparés des précédents par du tissu parenchymateux. Il n'y a pas de lacune centrale.

Par ses canaux sous-collenchymateux, ses faisceaux externes alternativement profondément et peu profondément situés, mais toujours contigus, le pétiole du *Schefflera Wallichiana* se rapproche des *Schefflera rigida*, *aromatica* et *elliptica*. Le pétiole du *Schefflera myriantha* n'offre rien de très particulier; les cercles de faisceaux sont très rapprochés; les faisceaux externes, à peu près égaux, contigus, sont tous également distants de la périphérie.

Le pétiole du *Schefflera stellata* semble être dépourvu de canaux dans les deux couches corticales très minces. Il présente de nombreux faisceaux irrégulièrement orientés jusqu'au centre, à l'intérieur de l'anneau externe normal.

Le pétiole du *Schefflera octophylla* a des canaux dans le collenchyme, mais est dépourvu de faisceaux inverses. Les faisceaux, à bois ventral, peuvent être considérés comme formant deux cercles rapprochés, car ils sont alternativement en contact avec le collenchyme ou séparés de lui par une couche de parenchyme ayant l'épaisseur des faisceaux voisins.

Le *Schefflera actinophylla* a un pétiole très épais, dépourvu (?) de canaux périphériques et présentant de petits faisceaux inverses nombreux, disposés au moins sur deux cercles; il possède une lacune centrale.

Le pétiole du *Schefflera versimiliter* est très voisin du précédent par sa structure.

Les pétioles du *S. parasitica*, que nous avons étudiés, étaient en très mauvais état, mais nous avons pu y distinguer plusieurs cercles de faisceaux.

La structure du limbe des *Schefflera* est peu intéressante. Seul, le limbe du *Schefflera Humblotiana* nous a montré des particularités qui méritent d'être signalées. Cette espèce est une plante malgache, pourvue de grandes folioles linéaires lan-

céolées extrêmement coriaces, qui donnent à la plante un port spécial. Une coupe du limbe montre la présence, sous l'épiderme supérieur et inférieur, d'un exoderme formé de cellules lignifiées; l'épiderme est formé de petites cellules tabulaires recouvertes d'une cuticule deux fois plus épaisse qu'elles; l'exoderme inférieur est interrompu seulement au niveau des stomates.

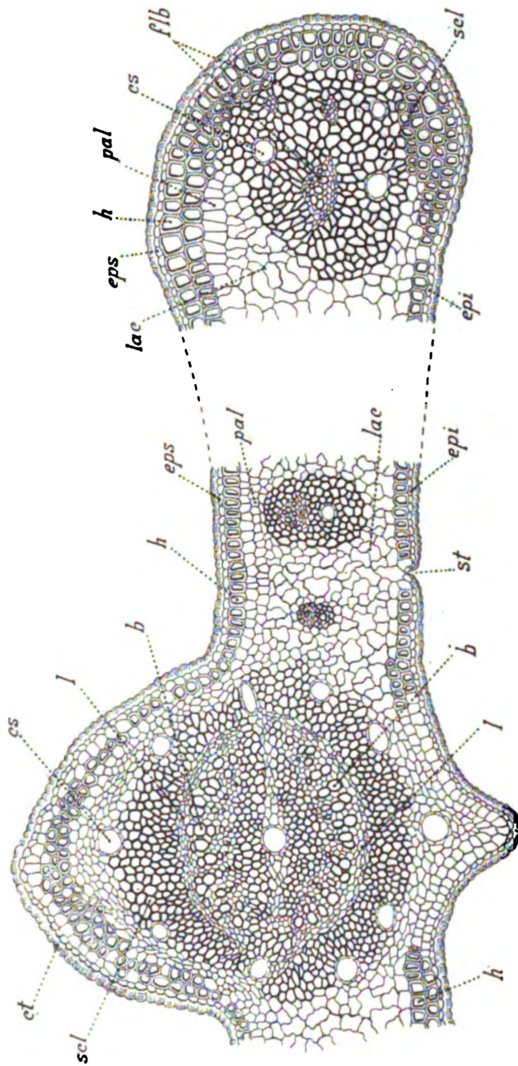


Fig. 25. — Coupe transversale du limbe du *Schefflera Humblotiana*. — *ct*, cuticule; *scl*, péricycle lignifié; *h*, exoderme lignifié; *l*, liber; *b*, bois; *st*, stomate; *epi*, épiderme inférieur; *flb*, faisceaux libéroligneux; *cs*, canaux sécréteurs; *pal*, parenchyme palissadique; *eps*, épiderme supérieur; *lac*, tissu lacuneux.

Le bord du limbe est soutenu par une bande de tissu lignifié, dans lequel se différencient des canaux sécréteurs. La nervure principale est fortement saillante sur la face supérieure, avec sclérenchyme sous-épidermique sur la face supérieure et collenchyme sous l'épiderme inférieur; elle possède, au milieu d'un parenchyme pourvu de canaux sécréteurs, deux larges bandes vasculaires égales, se touchant par leurs bords, complètement entourées d'un manchon de cellules lignifiées péricycliques; ces arcs libéroligneux sont, par leur bois, situés vis-à-vis l'un de l'autre. Les petites

nervures latérales sont formées par un faisceau libéroligneux avec arcs fibreux recouvrant, l'un le bois, et l'autre le liber; elles possèdent un grand canal sécréteur situé à l'intérieur de l'arc fibreux péricyclique.

Les limbes des autres espèces n'offrent, nous l'avons dit, rien de particulier. On trouve de nombreux faisceaux distincts dans la nervure médiane au milieu d'un parenchyme pourvu de canaux sécréteurs.

Bien qu'une étude d'ensemble de ce genre soit encore à faire, l'étude anatomique nous montre qu'on a réuni sous le nom de *Schefflera* des espèces affines.

La *tige* ne présente aucune formation anormale, et son étude détaillée, notamment celle du bois secondaire, ne pourrait fournir que des caractères spécifiques. Le collenchyme est généralement peu différencié, le péricycle forme des arcs ou de petits îlots circulaires de fibres. La moelle a souvent de petits canaux sécréteurs.

La feuille peut fournir des indications plus précieuses ; le pétiole possède toujours plusieurs cercles de faisceaux dépourvus de formations secondaires ; les faisceaux externes sont toujours normaux plus ou moins éloignés de l'épiderme ; les faisceaux internes sont inverses, avec bois extérieur et liber intérieur.

Mettant à part le *Schefflera Humblotiana* si spécial par la structure de son limbe, la structure du pétiole des espèces que nous avons étudiées peut se résumer comme il suit :

A. Pas de faisceaux inverses.............................. *S. octophylla.*
B. Des faisceaux inverses.
  1. Des canaux sécréteurs dans le collenchyme.
    1. Faisceaux du cercle externe séparés par des rayons de parenchyme ; moelle pourvue de canaux sécréteurs.. *S. Mannii.*
    2. Faisceaux du cercle externe presque contigus, séparés par 3 ou 4 assises de fibres. Cercle interne séparé du précédent par du parenchyme identique au parenchyme central et présentant en outre des canaux sécréteurs.............................. *S. Volkensii.*
    3. Les deux cercles de faisceaux sont rangés dans un anneau commun de petites cellules lignifiées. Faisceaux externes très petits et très largement séparés. Moelle réduite......................... *S. abyssinica.*
    4. Deux cercles très rapprochés. Une lacune centrale. *S. Khasiana.*

II. Des canaux sécréteurs sous le collenchyme.
1. De très grande taille.
α. Cercles de faisceaux extrêmement rapprochés. *S. rigida*.
β. Cercles de faisceaux séparés par un anneau parenchymateux possédant des canaux sécréteurs.. *S. aromatica*.
2. De petite taille.
α. Faisceaux du cercle externe confluents (au moins par leur liber)........................ *S. elliptica*.
β. Faisceaux du cercle externe contigus et distincts.
+ Alternativement profondément et non profondément situés........................ *S. Wallichiana*.
+ + Tous également distants de la périphérie. Cercle interne très rapproché mais à faisceaux non reliés aux externes par leurs arcs supraligneux........................ *S. myriantha*.
III. Pas de canaux périphériques. Faisceaux inverses nombreux en plusieurs cercles.
1. Pétiole grêle, pas de lacune........................ *S. stellata*.
2. Pétiole épais, lacune........................... *S. actinophylla*.

Genre Dizygotheca [1].

Les *Dizygotheca* sont des arbres à grandes feuilles alternes, composées-palmées, pourvues de folioles pétiolulées; leur organisation florale est des plus intéressantes. Les fleurs, pentamères et non articulées, ont un calice à peine saillant au-dessus de l'ovaire, une corolle formée de 5 pétales charnus et épais, non cohérents en calyptre et à préfloraison valvaire; l'androcée comprend 5 étamines à 8 sacs polliniques (fig. 26); l'ovaire

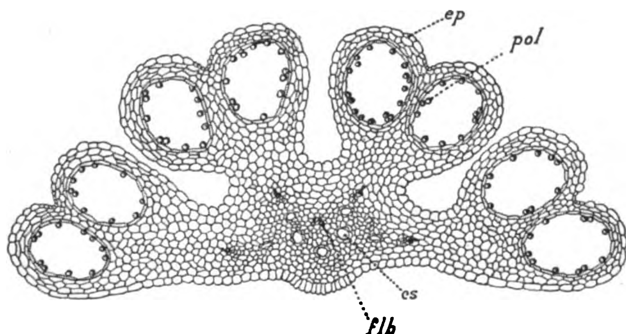


Fig. 26. — Section transversale d'une étamine du *Dizygotheca Vieillardi*, — *ep*, épiderme; *pol*, grains de pollen; *cs*, canaux sécréteurs; *flb*, faisceaux libéroligneux.

1. N. E. Brown, *Bull. of Miscellaneous information*, Kew, 1892, p. 197. — Voy. aussi notre note (1905).

est formé de 5 ou 10 carpelles surmontés de petits styles très courts subulés.

Anatomie. — La structure du pétiole est, dans ce genre, des plus faciles à caractériser au premier abord. Les faisceaux libéroligneux se rencontrent jusqu'au centre et sont disposés sur plusieurs cercles concentriques.

Chez *Dizygotheca leptophylla* Hemsl. (fig. 27), on trouve de

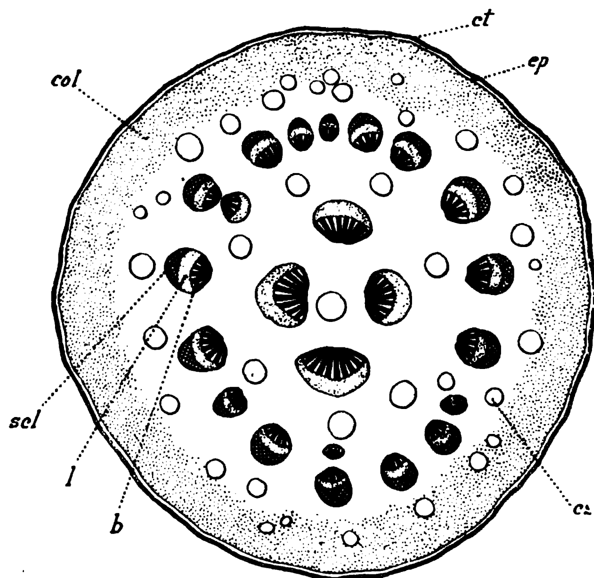


Fig. 27. — Schéma de la structure d'un pétiole du *Dizygotheca Reginæ*. — *ct*, cuticule; *ep*, épiderme; *cs*, canaux sécréteurs; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, arcs fibreux péricycliques; *col*, collenchyme.

place en place, sous le collenchyme, des canaux sécréteurs de grand taille, à peu près également distants et répartis sur le même cercle. On trouve ensuite un cercle de nombreux faisceaux libéroligneux égaux, rapprochés, mais distincts, se séparant de temps en temps radialement sur le trajet du pétiole. Ces faisceaux extérieurs sont pourvus d'arcs fibreux péricycliques également distincts et non confluents; à l'intérieur, on trouve un second cercle très régulier de faisceaux inverses; ces faisceaux sont moins nombreux que les précédents et séparés par de larges bandes de parenchyme fondamental présentant assez régulièrement un grand canal sécréteur. Ces faisceaux sont toujours placés vis-à-vis d'un faisceau externe et reliés à lui

par des cellules petites généralement lignifiées. Un autre cercle de faisceaux s'observe à l'intérieur du précédent, séparé de lui par un cercle de canaux alternant avec les faisceaux. Enfin le centre est occupé encore par quelques faisceaux et canaux sécréteurs. Le pétiolule possède une structure un peu différente.

Le *D. Vieillardi* R. Viguier (= *D. Nilssoni* N. E. Brown, *Plerandra Vieillardi* H. Bn) a une structure analogue à celle du *D. leptophylla*. On y observe également 3 cercles de faisceaux, les deux cercles internes étant inverses; un canal sécréteur occupe le centre et les canaux affectent également une disposition concentrique.

Une structure voisine s'observe chez le *D. Reginæ* Hemsl., les faisceaux du cercle externe sont très rapprochés ; le cercle interne, normal, étant séparé du précédent par du tissu parenchymateux abondant avec un cercle très régulier de canaux sécréteurs. L'axe du pétiole est occupé par un canal sécréteur.

Genre Boerlagiodendron [1].

Les *Boerlagiodendron* ont de grandes feuilles généralement palmatilobées présentant vers la base de leur pétiole une série d'expansions foliacées formant des crêtes très caractéristiques; ces feuilles possèdent, en outre, deux stipules complètement soudées entre elles.

L'inflorescence comprend un certain nombre de rameaux terminés par une ombelle et réunis eux-mêmes en verticille à l'aisselle de bractées sur l'axe principal. Chacun de ces rameaux porte lui-même deux ombelles à longs pédoncules naissant à l'aisselle d'un involucre et pourvus eux-mêmes de bractées stériles.

Les fleurs sont inarticulées et 5-25-mères ; la corolle, tubuleuse à la base, se fend en 4-5 valves dans lesquelles il est difficile de reconnaître le nombre des pétales (Boerlage), l'ovaire à nombreuses loges porte un disque peu développé et des styles soudés en une courte colonne terminée par les stigmates formant une masse lobulée.

1. Harms (1894), p. 31. Ce genre a été créé par Boerlage sous le nom d'*Eschweileria* Zipp. Msc. Harms en a fait un *Boerlagiodendron*, car il existe un *Eschweilera* Mart. (Lecythidacées).

Les fruits sont des drupes, à noyau épais, contenant des graines à albumen lisse. Les fruits des ombelles principales sont parthénocarpiques; ils jouent un rôle important d'après Beccari, car, les colombes les recherchent avidement, et, se plaçant au milieu de l'inflorescence, répandent par le battement de leurs ailes le pollen des fleurs périphériques.

Anatomie. — Nous n'avons pu malheureusement réunir encore tous les matériaux pour l'étude de ce genre ; le pétiole possède de nombreux faisceaux méristéliques disposés jusqu'au centre, assez régulièrement opposés et rapprochés deux à deux.

Genre Trevesia [1].

Les *Trevesia* sont, d'après Boerlage, qui a fait une étude critique des plus complètes de ce genre, des arbres ou arbrisseaux, à tronc rameux, couverts de piquants caducs. Les feuilles, palmatilobées ou palmatifides, ont deux stipules soudées à moitié et formant une languette bidentée à l'aisselle du pétiole. L'inflorescence est une grappe d'ombelles : les fleurs, non articulées, sont hermaphrodites et 7-12-mères. La corolle est en forme de coiffe, mais se sépare pourtant dans une des espèces en 4 ou 5 valves. L'ovaire, à 7-12 loges, est surmonté d'un disque très développé et de styles soudés. Le fruit, succulent, a un endocarpe très mince, membraneux ; il est recouvert par le disque et la colonne stylaire accrus.

Anatomie. — La tige, chez *Trevesia palmata*, est caractérisée par le développement considérable de la moelle. Dans une tige de $2^{cm},5$ de diamètre, le diamètre de la moelle atteint 2 centimètres. Cette moelle a des cellules vides, dépourvues même de mâcles, et ne contient pas de canaux sécréteurs : par son aspect et sa consistance, elle rappelle absolument la moelle de sureau. Le bois secondaire est riche en faisceaux, groupés en paquets radiaux, superposés aux faisceaux primaires pénétrant en coin dans la moelle ; les fibres ont des parois très minces. Le liber semble (?) avoir des canaux sécréteurs. Le péricycle différencie par places des petits îlots de cellules lignifiées à parois minces. L'écorce mince abonde en mâcles.

1. Visiani (1841).

Le pétiole, chez cette plante, a, sous l'épiderme, un collenchyme formé de 5-6 assises de cellules épaissies et une mince couche sous-collenchymateuse de parenchyme pourvue de canaux sécréteurs; une assise, formée de grandes cellules à parois plus ou moins lignifiées assez minces, sépare cette couche parenchymateuse de la région stélique, constituant ainsi un endoderme général. Le système conducteur se présente directement en dedans de l'assise précédente; il forme tout d'abord un cercle de faisceaux inégaux, généralement pauvre en vaisseaux et possédant de petits canaux sécréteurs libériens. Tous ces faisceaux sont recouverts d'arcs scléreux péricycliques, dont l'ensemble forme un anneau continu et irrégulièrement festonné. Tout contre ces faisceaux se différencient, au milieu de très petites cellules, d'autres faisceaux très nombreux, inégaux, le plus souvent inversement orientés et dépourvus d'arcs fibreux supralibériens. La partie centrale, très développée, est occupée par une large moelle formée de cellules à parois minces qui sont rapidement détruites.

La structure du pétiole de *Trevesia sundaica* est du même type que la précédente. Pourtant, entre les faisceaux internes, on observe ici des canaux sécréteurs, tandis que nous n'en avons pas rencontré dans cette région chez *T. palmata*. On observe de nombreuses mâcles d'oxalate de calcium dans le pétiole; elles abondent dans les défauts de la couche de collenchyme. On en trouve aussi dans l'assise sous-épidermique; elles sont alors isolées dans des cellules beaucoup plus grandes que leurs voisines.

Les nervures principales sont fortement saillantes sur la face inférieure. Le collenchyme est très peu développé dans ces nervures ; les faisceaux y sont nombreux, disposés par paquets.

Les *Trevesia* ont fréquemment des piquants sur le pétiole des feuilles âgées ; ces piquants sont généralement renforcés par un coussinet péridermique; ils sont généralement situés vis-à-vis des interruptions de la couche collenchymateuse.

Les *Trevesia* se distinguent des *Boerlagiodendron* par leurs feuilles à stipules soudées en une languette bicuspidée et dépourvues de crêtes pétiolaires, par leur mode d'inflorescence,

par leurs fleurs dont les étamines sont déprimées dans le bouton et dont le disque s'agrandit notablement à maturité; ils en diffèrent également par le fruit à endocarpe mince.

Genre Brassaiopsis [1].

Les *Brassaiopsis* ont, comme la plupart des plantes que nous étudions dans cette tribu, des feuilles palmées ou composées digitées. Ce sont des arbrisseaux fréquemment épineux, souvent aussi couverts d'un duvet cotonneux, au moins dans les parties jeunes. Les inflorescences sont des panicules terminales d'ombelles. Les fleurs, non articulées sur le pédoncule, sont pentamères; l'ovaire biloculaire est surmonté d'un disque épais et d'une colonne stylaire plus ou moins développée. Les fruits globuleux, à endocarpe mince, contiennent des graines ovoïdes, jamais comprimées, à albumen non ruminé.

Anatomie. — Le pétiole possède un collenchyme sous-épidermique formant une mince couche dans laquelle on rencontre çà et là des canaux sécréteurs. Ce collenchyme est séparé par une ou deux assises cellulaires de puissants arcs d'éléments péricycliques lignifiés qui recouvrent un cercle de faisceaux libéroligneux. Ces faisceaux, distincts, sont nombreux et rapprochés et ont de petits canaux sécréteurs dans leur liber. A l'intérieur et au voisinage de ces faisceaux on observe un second cercle de faisceaux plus petits, disposés et orientés un peu irrégulièrement. Toute la partie centrale, largement développée, est formée de cellules à parois très minces et disparaît de très bonne heure faisant place à une lacune.

Si on examine le pétiole d'une feuille très jeune non encore épanouie au voisinage du bourgeon terminal, on trouve exactement la même disposition que précédemment : la disposition des faisceaux en deux cercles, les faisceaux du cercle interne étant plus petits, est des plus nettes; le tissu central dépourvu de canaux sécréteurs est déjà en voie de résorption.

On observe également dans la nervure médiane du limbe, un certain nombre de faisceaux distincts; sur les deux faces

1. Decaisne et Planchon (1854).

des nervures et du limbe, on trouve de petits poils cellulosiques extrêmement rameux, analogues à ceux des *Astrotricha*.

Défini de la sorte, le genre *Brassaiopsis* est bien délimité, et on ne saurait hésiter pour l'intercalation de nouvelles espèces. La structure du pétiole, notamment, permet immédiatement de savoir si on se trouve en présence d'un *Brassaiopsis* ou d'un *Acanthopanax*, alors que les caractères de morphologie externe (plante épineuse à feuilles composées-palmées par exemple) pourraient faire hésiter entre les deux genres. Ce genre diffère du précédent, par ses fleurs pentamères à ovaire biloculaire, par ses stipules ne formant pas une languette bicuspidée, par ses fruits généralement uniséminés à graines ovoïdes, etc.

Genre Tetrapanax [1].

Le *Tetrapanax papyrifer* est un petit arbre à grandes feuilles palmatilobées, présentant à leur base deux grandes stipules très développées. Les fleurs sont groupées en panicules terminales d'ombelles plus ou moins velues. Ces fleurs, non articulées, sont tétramères, avec quatre pétales velus extérieurement et valvaires dans le bouton, quatre étamines à filets allongés et anthères ovoïdes, deux carpelles avec styles libres. Le fruit petit, à endocarpe mince, contient deux graines à albumen non ruminé.

Anatomie. — Par la structure de sa feuille, le *Tetrapanax* se rattache aux genres précédents. Le pétiole présente une couche de collenchyme formée de 7-8 assises de cellules à peu près carrées et épaissies aux angles en section transversale. Le parenchyme sous-jacent, plus épais, est formé de cellules grandes à parois minces; il possède de petits canaux sécréteurs, les uns situés tout contre la couche collenchymateuse, les autres irrégulièrement distribués dans sa masse et entourés généralement d'une gaine de cellules différentes des autres éléments du parenchyme. Le système conducteur comprend un cercle extérieur de faisceaux libéroligneux avec liber extérieur et bois intérieur, séparés par de larges rayons parenchymateux. En dedans, quoique très rapprochés du cercle externe, se trouvent

1. C. Koch (1859).

d'autres faisceaux plus petits, un peu irrégulièrement orientés. Tous ces faisceaux sont recouverts par des arcs péricycliques de cellules petites, lignifiées, mais à parois très minces. Faisceaux externes et internes sont noyés dans un parenchyme de grandes cellules plus ou moins lignifiées. Une vaste lacune de près d'un centimètre de diamètre occupe le centre du pétiole, séparé du manchon de formations libéroligneuses par une couche parenchymateuse de grandes cellules à parois très minces, et présentant des canaux sécréteurs très petits au voisinage des pointes ligneuses des faisceaux internes. L'ensemble des tissus, corticaux et stéliques, entourant la grande lacune a, au plus, $1^{mm},5$ d'épaisseur.

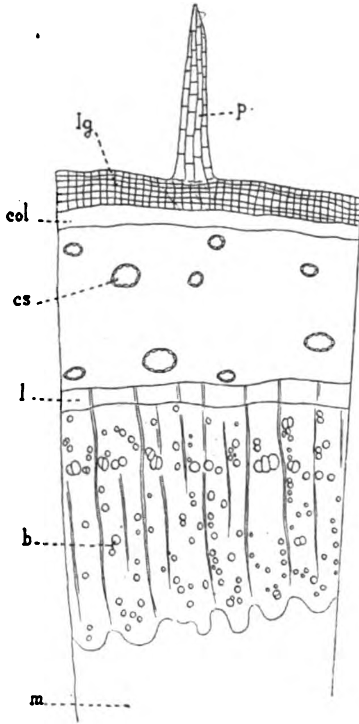


Fig. 28. — Coupe transversale schématique d'une tige d'*Echinopanax horridus*. — *p*, piquants ; *lg*, couche lignifiée externe et liège ; *col*, couche moyenne collenchymateuse ; *cs*, canaux sécréteurs corticaux et péricycliques ; *l*, bois ; *m*, moelle.

Le *Tetrapanax papyrifer*, qu'on a rangé quelquefois dans le genre *Fatsia* à cause de la forme de ses feuilles, en diffère par de nombreux caractères, notamment par la fleur, par la présence de grandes stipules et par la structure si différente du pétiole. Il se rapproche surtout du genre *Echinopanax*.

Genre Echinopanax[1].

Ce genre est voisin du précédent par son organisation florale. Ces fleurs, non articulées, sont pentamères, avec un ovaire à deux carpelles surmonté de deux styles libres ; il est, en revanche, très particulier par son inflorescence et surtout par son appareil végétatif ; la feuille

1. Decaisne et Planchon (1854).

palmatilobée, à lobes extrêmement aigus ou arrondis, est dépourvue de stipules. Toute la plante est hérissée d'aiguillons droits, nombreux et serrés ; les gaines foliaires persistent

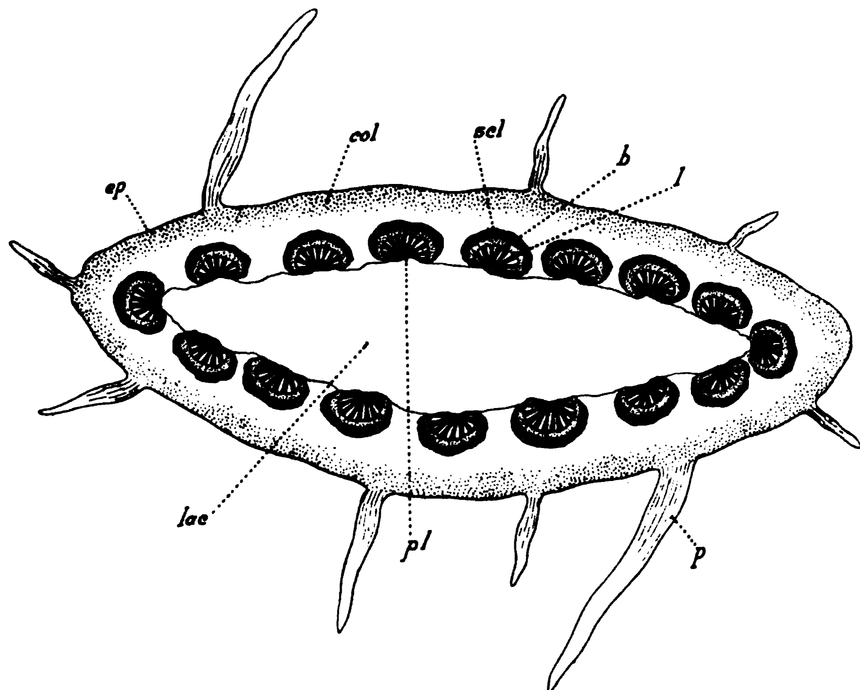


Fig. 29. — Schéma de la structure du pétiole de l'*Echinopanax horridus*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *scl*, péricycle ; *b*, bois ; *l*, liber ; *p*, piquants ; *pl*, cellules lignifiées ; *lac*, lacune centrale.

après la chute des feuilles, laissant sur la tige une sorte d'écusson couvert de pointes.

Anatomie. — Ce genre présente des caractères exceptionnels pour la famille. La tige (fig. 28) possède une écorce assez épaisse différenciée en trois couches ; la couche externe, sous-épidermique, comprend de trois à cinq assises de cellules, à membranes minces, sans méats, complètement lignifiées ; les piquants, nombreux et massifs, revêtus par l'épiderme, sont constitués par des prolongements de cette couche. La couche moyenne comprend un collenchyme mince, formé de petites cellules à parois épaisses. La couche interne, la plus épaisse, est lacuneuse ; elle possède de nombreux canaux sécréteurs à diamètre large entourés généralement de deux assises de cel-

lules sécrétrices. Le péricycle, dépourvu de fibres, différencie de nombreux canaux sécréteurs dont le diamètre est plus restreint que celui des canaux corticaux. Le tissu conducteur n'offre rien de particulier; la différenciation du bois secondaire en bois de printemps et en bois d'automne y est des plus nettes. La moelle a des cellules réduites à leur membrane cellulosique, et est complètement dépourvue de canaux.

Le pétiole (fig. 29), très mince, présente toujours une lacune centrale énorme ; autour de cette lacune, l'écorce forme une mince bande de tissu différencié vers l'extérieur en une couche collenchymateuse très mince. Les faisceaux méristéliques sont disposés en un cercle tout contre la lacune centrale, et séparés les uns des autres par de larges bandes parenchymateuses. Ces faisceaux sont chacun recouverts extérieurement d'un arc péricyclique formé de deux ou trois assises de cellules lignifiées; ils sont très larges et affectent la forme d'un demi-cercle. Les vaisseaux à parois épaisses forment des files radiales. La région centrale du demi-cercle formé par un faisceau est occupée généralement par de petites cellules généralement lignifiées.

Ce genre ne comprend jusqu'à présent qu'une espèce, l'*E. horridus*; il nous semble que d'après la forme des feuilles on pourrait y distinguer deux espèces bien différentes.

Genre Gilibertia [1].

Les *Gilibertia* sont des plantes caractérisées par leurs feuilles alternes, simples, et par leurs fleurs non articulées, 5-8-mères, à androcée isostémone et à ovaire multiloculaire avec styles soudés, au moins sur une partie de leur longueur. Leurs ombelles sont généralement réunies en grappes terminales, rarement en ombelles. Leurs drupes, globuleuses ou ovoïdes, à noyaux minces, contiennent des graines à albumen non ruminé, parfois légèrement sillonné.

Anatomie. — 1° *Tige* (fig. 30) : La tige possède, dans le collenchyme et dans l'écorce sous-jacente plus épaisse, des canaux

1. Ruiz et Pavon (1794).

sécréteurs. Le péricycle est dépourvu de fibres, ou du moins les différencie très tardivement chez *G. japonica*. La moelle est dépourvue de canaux, ces derniers ne s'observent que dans la zone périmédullaire tout contre les faisceaux du bois.

2° *Feuille* (fig. 31) : Le pétiole des feuilles est assez différent par sa structure des pétioles que nous avons examinés dans les genres précédents. Sous un collenchyme épais, pourvu de canaux sécréteurs, on trouve des faisceaux libéroligneux indépendants, recouverts chacun d'un arc fibreux péricyclique. Ces faisceaux semi-circulaires sont assez irrégulièrement disposés dans certains types, de telle sorte que leur ensemble forme un anneau assez irrégulier ; on observe parfois de petits faisceaux isolés, inverses, vers l'intérieur. Mais les faisceaux ne sont jamais disposés nettement sur plusieurs cercles, comme nous l'avons vu précédemment.

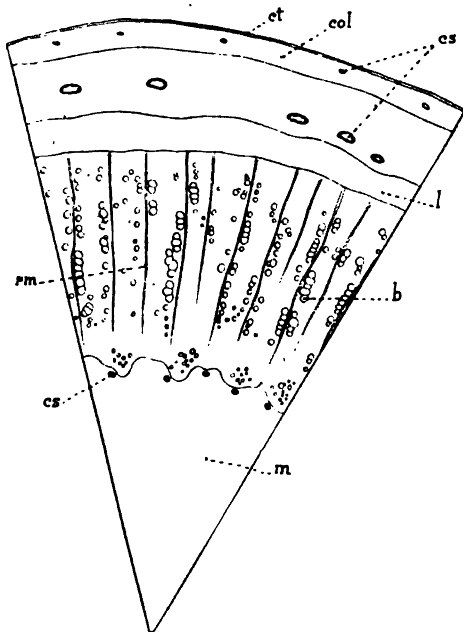


Fig. 30. — Coupe schématique d'une tige de *Gilibertia japonica*. — *ct*, cuticule ; *col*, collenchyme ; *cs*, canaux sécréteurs ; *l*, liber ; *b*, bois ; *rm*, rayons ; *m*, moelle.

L'étude de la structure du limbe fournit un caractère propre au genre ne se rencontrant nulle part ailleurs chez les Araliacées : il existe, dans toutes les espèces, des poches sécrétrices dans le limbe. Ces poches sécrétrices se trouvent généralement dans le tissu lacuneux, directement sous l'assise palissadique comprenant deux assises de cellules peu élevées. Ces poches n'excluent pas les canaux sécréteurs qui accompagnent toutes les nervures. La nervure principale a des faisceaux disposés sur un cercle et généralement dépourvus d'arcs fibreux péricy-

cliques; le liber possède des canaux sécréteurs extrêmement petits. Le parenchyme de la nervure possède des canaux au voisinage des faisceaux; on trouve aussi de petits canaux avec

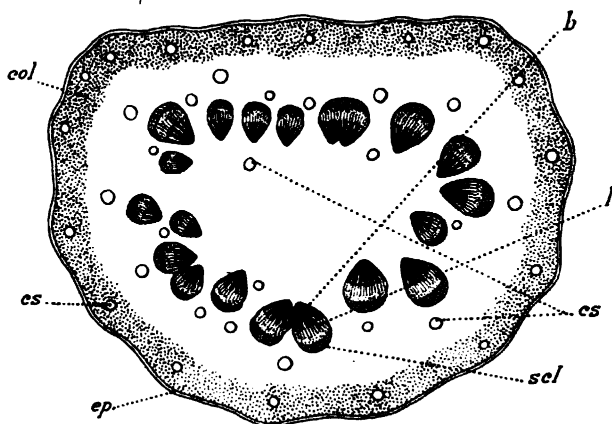


Fig. 31. — Schéma de la structure du pétiole du *Gilibertia japonica*. — *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *ep*, épiderme; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois.

6-8 cellules bordantes dans le collenchyme des faces supérieure et inférieure.

La présence de poches sécrétrices dans le limbe constitue le seul caractère absolu qui sépare les *Gilibertia* des *Mesopanax*. Le *Gilibertia protea* dépourvu de poches sécrétrices et à feuilles palmatilobées devient le *Mesopanax proteus* R. Vig.

Genre Didymopanax[1].

Dans ce genre, on classe une vingtaine d'arbres ou d'arbrisseaux à feuilles composées-palmées, stipulées, avec des inflorescences terminales en grappes composées d'ombelles; ces feuilles et inflorescences sont généralement recouvertes de longs poils soyeux. Les fleurs, non articulées sur le pédoncule, sont pentamères avec un ovaire, presque toujours dimère, surmonté de styles en général soudés sur une partie de leur longueur. Les fruits, fortement comprimés latéralement, contiennent des graines dont l'albumen n'est pas ruminé.

1. Decaisne et Planchon (1854).

On range dans ce genre le *Didymopanax lucumoides* Decaisne et Planchon ; cette espèce est bien distincte de toutes les autres espèces du genre par ses petites feuilles simples, entières, ovoïdes.

Anatomie. — 1° *Tige :* Sous un épiderme, à cellules deux fois plus hautes que larges, recouvert d'une cuticule très épaisse, on trouve, dans le *Didymopanax lucumoides*, une couche collenchymateuse pourvue de canaux sécréteurs. L'écorce sclérifie, de place en place, des cellules sous le collenchyme pendant que fonctionne l'assise péridermique. Le péricycle possède de petits îlots de fibres épaisses. Le bois secondaire a des vaisseaux isolé ou groupés radialement par deux ou trois (40-50 μ de diamètre); ses rayons sont peu nombreux, droits et très minces; les fibres ont des parois épaisses de 3-4 μ et une lumière arrondie, de 6-8 μ de diamètre. La moelle a de grandes cellules lignifiées et présente quelques canaux sécréteurs à la périphérie.

L'axe d'inflorescence du *D. Morototoni* a des faisceaux cribrovasculaires médullaires, mais nous n'avons pu étudier la structure de la tige feuillée.

2° *Pétiole :* Le pétiole des *Didymopanax* possède, comme dans les types précédents, un grand nombre de faisceaux libéroligneux formant un anneau extérieur festonné, à l'intérieur duquel se trouvent d'autres faisceaux plus ou moins confluents.

Le *D. lucumoides* a des feuilles petites, assez courtement pétiolées. Le pétiole possède un cercle extérieur de faisceaux distincts complètement entourés par une gaine sclérenchymateuse péricyclique et séparés par quelques assises de cellules parenchymateuses. Le parenchyme médullaire, quoique très réduit, possède des faisceaux et des canaux sécréteurs.

Genre **Mesopanax** nov. gen.

Sans vouloir multiplier à l'excès le nombre des genres, il nous semble logique de réunir sous le nom de *Mesopanax*, les Araliacées à feuilles *simples, palminerves, dépourvues de poches sécrétrices* et à fleurs *non articulées*. Ces fleurs, réunies

en ombelles ou en capitules, sont construites sur le type 5 ou sur un type plus élevé avec un ovaire à *5 loges* ou plus, donnant à maturité des graines à albumen *non ruminé*.

Ce genre, ainsi défini, se sépare des *Schefflera* dont les feuilles sont composées-digitées, des *Gilibertia* qui ont des poches sécrétrices dans le limbe, et des *Oreopanax* dont les graines ont un albumen ruminé.

Nous introduirons dans ce genre : 1° les espèces à feuilles simples et albumen non ruminé décrites comme *Oreopanax*; 2° le *Dendropanax proteus* (*Gilibertia protea* Harms). Deux sections, la première à fleurs en capitules (*capitulatæ*), la seconde à fleurs en ombelles (*umbellatæ*) sont par là tout indiquées.

Ces espèces pourraient à la rigueur être introduites dans le genre *Schefflera*; mais ce genre est déjà très confus et sa compréhension serait fortement troublée par l'introduction de ces espèces à feuilles simples. Cette incorporation serait du reste une faute de méthode, puisque d'autres genres, très voisins des *Schefflera*, en ont été séparés pour des raisons identiques. Les *Treresia* n'ont guère comme caractère absolu, les séparant des *Schefflera*, que leurs feuilles palmatilobées.

Anatomie. — Le pétiole du *M. Liebmanni* (*Oreopanax Liebmanni* March.) est très nettement symétrique par rapport à un plan. Le collenchyme est formé de cellules à parois épaisses et possède quelques canaux sécréteurs, de même que le parenchyme sous-jacent très développé. Les faisceaux libéroligneux, distincts, à peu près égaux, ont un liber pourvu de petits canaux sécréteurs et recouvert d'arcs fibreux péricycliques peu épais. Dans la moelle assez réduite, on trouve un petit nombre de faisceaux diversement orientés présentant également des canaux libériens mais dépourvus d'arcs fibreux.

On trouve également dans le *M. capitatus* un cercle de faisceaux libéroligneux avec des faisceaux inverses à la périphérie du parenchyme médullaire bien développé. Il présente également des petits canaux sécréteurs libériens. Le limbe, pourvu d'un exoderme collenchymateux sous l'épiderme supérieur, a, dans sa nervure médiane, un anneau de faisceaux libéroligneux recouvert d'une gaine sclérenchymateuse péricyclique et pourvu de canaux sécréteurs libériens.

Genre Harmsiopanax [1].

Sous ce nom, on désigne un petit arbrisseau épineux, pourvu de grandes feuilles peltées, palmatilobées, couvertes de grands poils cotonneux sur leur face inférieure. Les inflorescences, très amples, forment de grandes panicules dont les rameaux portent de petits capitules subsessiles à l'aisselle de bractées. Ces capitules, portés sur un pédoncule très court et extrêmement velu, ont une organisation très spéciale: ils débutent par un involucre de petites bractées stériles, insérées en spirale; ces bractées sont membraneuses, aussi larges que longues, uninervées, longuement acuminées, et ciliées-dentées sur les bords. Les fleurs, extrêmement petites (1/3 de millimètre environ), se trouvent à l'aisselle de petites bractées analogues; elles ne semblent pas articulées sur le pédoncule floral. On ne trouve pas de calice développé au-dessus de l'ovaire; les pétales, au nombre de 5, ont été souvent décrits comme valvaires, notamment par Seemann; mais une coupe transversale de la fleur montre qu'ils se recouvrent très légèrement par leurs bords. L'androcée comprend 5 étamines à anthères allongées ovoïdes, à déhiscence longitudinale. L'ovaire comprend deux carpelles surmontés de deux longs styles libres; cet ovaire porte latéralement, ainsi que sur le pourtour du disque, principalement à l'endroit où devrait se montrer le calice, de très longs poils blancs pluricellulaires, effilés, à membranes finement ponctuées. Ces poils ont souvent une longueur plus grande que celle de la fleur.

Le fruit se sépare à maturité en deux parties comme celui des ombellifères; il contient de petites graines à albumen non ruminé.

Anatomie. — La tige (fig. 32) possède la structure habituelle, avec une écorce mince différenciée nettement en deux couches. Le péricycle possède des arcs fibreux nombreux et serrés et des canaux sécréteurs. Dans les tiges florifères les

1. Warburg (1897), *Engler Prantl. Natürl. Pflanzenf., Nachtr.* I, 166. Ce mot doit remplacer celui de *Horsfieldia* Blume (1840) puisqu'il existe une Myristicacée *Horsfieldia* Willd. (1805).

arcs péricycliques sont confluents en une gaine fibreuse continue ; le péricycle renferme quand même des canaux sécréteurs différenciés au milieu de cette gaine. La moelle, bien développée, est formée de cellules parenchymateuses qui perdent de bonne heure leur contenu ; elle possède des canaux sécréteurs localisés à la périphérie. Tous les canaux du corps de la plante ont un diamètre réduit.

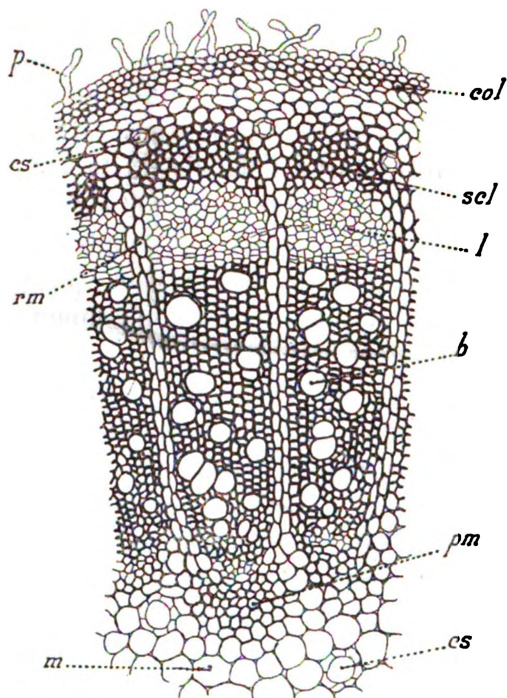


Fig. 32. — Fragment d'une coupe transversale de tige de l'*Harmsiopanax aculeatus*. — *p*, poils, *col*, collenchyme ; *scl*, arcs fibreux péricycliques ; *l*, liber; *b*, bois ; *pm*, zone périmédullaire; *cs*, canaux sécréteurs ; *m*, moelle.

Par l'organisation de sa fleur et de ses capitules, ce genre se rapproche surtout des *Schizomeryta*, dont il s'éloigne d'autre part notablement par son appareil végétatif.

Par d'autres caractères, on peut le rapprocher des Schefflérinées ; mais il s'éloigne considérablement des *Stilbocarpa* et des *Aralidium*, desquels on a voulu le rapprocher.

Par son fruit, ce genre rappelle les Ombellifères et constitue un des points de contact nombreux entre cette famille et celle des Araliacées.

Répartition géographique.

Le genre *Echinopanax* a été signalé dans l'ouest de l'Amérique du Nord, au Japon, ainsi qu'en Asie orientale (pays de l'Amour et Mandchourie) où il porte le nom chinois de Tsi-

loïa et le nom russe de Tchertovoïé derevo (plante du diable).

Le *Tetrapanax papyrifer* (Tung-Tsaou des Chinois) croît à Formose, mais a été naturalisé dans divers pays, notamment à la Nouvelle-Galles-du-Sud (G. Bennett, 1864). La moelle de cette plante, réduite en minces feuilles, fournit le papier de Riz des Chinois.

Les espèces du genre *Brassaiopsis* habitent l'Himalaya; le *B. palmata* se retrouve depuis le Nepal jusque dans la Birmanie et l'île sud Andaman, et le *B. speciosa* depuis le Nepal, les provinces d'Assam, de Chittagong, jusqu'à Java. Quelques espèces, encore indéterminées, ont été recueillies au Tonkin par Balansa.

Parmi les *Trevesia*, le *Tr. palmata* habite l'Inde (depuis l'Assam jusqu'à la région de Pégou); les autres espèces habitent Java, Sumatra et Bornéo.

Le genre *Didymopanax* habite l'Amérique du Sud; la plupart des espèces sont brésiliennes.

L'aire de répartition des *Schefflera* est considérable, ce qui conduit à supposer que ce genre est très ancien, ou qu'il est peu homogène et polyphylétique. On connaît des *Schefflera* :

1° En Amérique du Sud; c'est le cas des espèces à styles libres ou soudés sur une petite partie de leur longueur, constituant les anciens genres *Sciadophyllum* et *Actinophyllum*, c'est également le cas du *Sch. coriacea* à styles soudés;

2° Dans l'Inde et l'Archipel Malais; telles sont les espèces de l'ancien genre *Heptapleurum*, à styles presque nuls; telles sont aussi les espèces des anciens genres *Agalma* et *Parapanax*;

3° En Chine, dans le Nan-Chuan et le Cheng-Kou, où 3 espèces du groupe des *Heptapleurum* ont été signalées.

4° En Afrique, on a récolté des espèces à fleurs en capitule : *S. Mannii* au Cameroun, *S. Volkensii* dans le Kilimandjaro, ainsi qu'en Abyssinie (mission Du Bourg de Bozas); on y a récolté également des espèces à fleurs en ombelles; l'une, le *S. abyssinica* à styles presque libres, devant rentrer dans l'ancien genre *Sciadophyllum*, les autres à styles plus ou moins soudés constituant des formes de passage entre les *Heptapleurum* et *Sciadophyllum*. Le *S. myriantha*, le *S. Humblotiana* et

le *S. Baillonii* ont été trouvés le premier aux Comores, les deux autres à Madagascar;

5° En Océanie : quelques espèces néocalédoniennes ont été imparfaitement décrites par Baillon. A la Nouvelle-Zélande le *S. digitata*, aux îles Viti le *S. vitiensis* constituent les deux espèces de l'ancien genre *Schefflera*.

Résumé.

En résumé, la tribu des Schefflérinées comprend des genres à feuilles généralement composées-palmées ou palmatilobées, à fleurs non articulées sur le pédoncule floral, à androcée isostémone, à albumen non ruminé.

La tige, chez ces plantes, a un péricycle qui se différencie assez tard en petits îlots fibreux qui souvent manquent totalement. Le pétiole des feuilles est souvent muni de piquants; il présente souvent une grande lacune centrale, et les faisceaux y sont ordinairement épars.

On peut distinguer dans cette série :

- *A*. Ovaire à plus de deux carpelles.
  - *a*. Feuilles palmatilobées ou composées-palmées.
    - 1. Pourvues de crêtes pétiolaires. Stipules soudées. Inflorescence en ombelles, de petites cymes d'ombellules (Fleurs jusqu'à 25-30-mères)........... ***Boerlagiodendron*** Harms.
    - 2. Dépourvues de crêtes pétiolaires. Inflorescence différente du type précédent (ordinairement panicules d'ombelles).
      - α. Feuilles palmatilobées à stipules soudées en une languette biscuspidée. Noyaux membraneux. Fleurs 7-12-mères. Ovaire infère..... ***Trevesia*** Vis.
      - β. Feuilles composées-palmées à stipules ordinairement complètement soudées, parfois peu développées. Noyaux non membraneux. Fleurs ordinairement 5-mères (jusqu'à 15-mères). Ovaire infère ou semi-infère...... ***Schefflera*** Forst.
  - *b*. Feuilles simples entières.
    - 1. Pourvues de poches sécrétrices (feuilles parfois palmatilobées)............................. ***Gilibertia*** Ruiz et Pavon.
    - 2. Dépourvues de poches sécrétrices............. ***Mesopanax*** nov. gen.
- *B*. Ovaire à deux carpelles.
  - 1. Pétales imbriqués. Carpelles se séparant à la maturité du fruit. Fleurs non en ombelles............... ***Harmsiopanax*** Warburg.

II. Pétales valvaires. Carpelles ne se séparant pas à la maturité du fruit. Fleurs en ombelles.

a. Styles libres.

1. Feuilles composées-palmées, jamais palmatilobées, couvertes de poils soyeux. Fruit très aplatis à endocarpe osseux. Inflorescence en grandes panicules d'ombelles. Styles libres ou plus ou moins soudés.................. *Didymopanax* Dec. et Planch.

2. Feuilles toujours palmatilobées. Styles complètement libres.

α. Plante hérissée de piquants. Feuilles non stipulées, avec pétiole présentant un cercle de faisceaux autour d'une grande lacune centrale. Inflorescence réduite.......... *Echinopanax* Dec. et Planch.

β. Plante non piquante. Feuilles avec grandes stipules ; pétiole pourvu de plusieurs cercles de faisceaux. Fruits globuleux à endocarpe crustacé. Inflorescence en grandes panicules terminales........ *Tetrapanax* K. Koch.

b. Styles complètement soudés.

Plantes parfois piquantes, avec feuilles lobées ou composées-palmées, stipulées et plusieurs cercles de faisceaux dans le pétiole. Fruits globuleux à endocarpe mince. Inflorescence en grandes panicules terminales.......................... *Brassaiopsis* Dec. et Planch.

4. — HÉDÉRINÉES.

Hedera. — *Gamblea*. — *Osmoxylon*. — *Oreopanax*. — *Cussonia*. — *Heteropanax*. — *Macropanax*. — *Hederopsis*.

Genre Hedera [1].

Le Lierre (*Hedera Helix*) est la seule espèce du genre. Par son port, sa tige grimpante couverte de nombreuses racines crampons, il s'éloigne de toutes les autres Araliacées [2]. Nous n'insisterons pas sur cette plante bien connue de tous : rappelons qu'elle a des feuilles simples, palminerves ou plus ou moins

1. Tournefort et Linné, *Gen.*, éd. I, 56, 1737.

2. La tige de lierre peut atteindre très rapidement une épaisseur considérable ; une tige de trente-trois ans pouvant avoir 19 centimètres de circonférence (Struck (1881) ; on a connu, près de Montpellier, un lierre, âgé de 433 ans, dont la souche principale avait 3 mètres de circonférence (Mathieu, *Flore forest.*, 4e éd., 1897, p. 202).

palmatilobées, coriaces, dépourvues de stipules. Les fleurs, non articulées, sont réunies en grappes terminales d'ombelles; elles sont régulièrement pentamères, jusque dans leur ovaire surmonté de cinq styles soudés en une colonne assez longue. Le fruit, généralement noir, parfois blanc ou jaune, est une drupe à endocarpe papyracé contenant des graines à albumen ruminé par digestion.

Anatomie. — Rappelons en quelques lignes les caractères de structure, bien connus, du Lierre. Aucune particularité bien saillante n'est à signaler dans la structure de la tige. Le collenchyme est peu épais; l'écorce parenchymateuse est souvent lacuneuse et présente d'assez rares canaux sécréteurs, à diamètre réduit. Les canaux sont surtout abondants dans le péricycle qui différencie assez tôt des arcs fibreux. La zone périmédullaire est complètement lignifiée. La moelle a ses cellules ordinairement bourrées de grains d'amidon, du moins dans les parties jeunes, car dans les rameaux âgés les cellules ont complètement résorbé leur contenu. A la périphérie de la moelle, on trouve un cercle de petits canaux sécréteurs.

Ajoutons que l'épiderme des régions terminales de la tige, de même que celui du pédoncule floral et du calice, est couvert de poils étoilés. Chez *H. Helix* type, ces poils blancs sont formés d'un pédoncule très court sur lequel viennent s'articuler 6 à 8 branches rayonnantes, longues, non cloisonnées. Chez l'*H. canariensis* les poils ont des branches plus nombreuses, plus trapues et plus courtes. Enfin, chez *H. colchica* les poils sont jaunes; ils présentent, sur un pied, deux lobes opposés, qui sont divisés chacun en 7 à 10 segments profonds (Seemann).

La structure de la feuille est également bien connue : les faisceaux sont disposés, dans le pétiole, suivant un cercle avec de petits canaux sécréteurs péricycliques.

Nous n'avons pas, dans ce travail, à examiner si les diverses variétés de l'*Hedera Helix* (*H. colchica*, *H. canariensis*) ne méritent pas d'être élevées au rang d'espèces; cette question devra être examinée quand nous publierons l'étude détaillée des différentes tribus.

Genre Gamblea [1].

Le *Gamblea ciliata*, seule espèce du genre, est un arbre à feuilles alternes composées-digitées, stipulées, dont les inflores-rescences terminales forment de petites panicules d'ombelles. Les fleurs, à pédoncule velu, sont dépourvues d'articulation; elles ont un calice très peu développé au-dessus de l'ovaire, une corolle à 5 pétales valvaires, un androcée formé de 5 étamines et un ovaire de 3 à 5 carpelles surmonté d'autant de styles soudés sur la moitié de leur longueur. Le fruit, globuleux, contient des graines dont l'albumen est légèrement ruminé par digestion.

Anatomie. — La tige est normale avec collenchyme épais, dépourvu de canaux, et avec parenchyme sous-jacent, lacuneux pourvu de mâcles et de grands canaux sécréteurs. Le liber possède des canaux sécréteurs très nets. Le bois a des fibres dont les parois sont très minces et de grands vaisseaux groupés. La moelle est dépourvue de canaux sécréteurs.

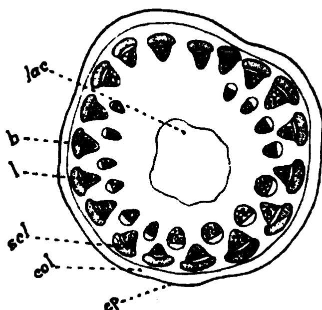


Fig. 33. — Coupe transversale schématique d'un pétiole de *Gamblea ciliata*. — *ep*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *scl*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois ; *lac*, lacune.

Le pétiole (fig. 33) rappelle celui des *Macropanax* : le collenchyme est formé de 3 ou 4 assises de cellules à large lumière et à parois épaisses. Sous ce collenchyme on observe un cercle de faisceaux libéroligneux surmontés d'arcs fibreux péricycliques. Ces faisceaux ne sont pas contigus. Leur ensemble est nettement symétrique par rapport à un plan : les faisceaux ventraux sont plus petits et contigus. A l'intérieur de ce cercle, on observe d'autres faisceaux, plus petits, à liber extérieur et à bois intérieur. Ces faisceaux sont, du reste, très rapprochés des précédents, leur liber se trouvant à la hauteur des pointes

1. C. B. Clarke (1879), II, 739.

ligneuses des faisceaux externes ; ils manquent sur la face ventrale. La moelle, en partie résorbée, est formée de cellules, à parois cellulosiques très minces, contenant de petites mâcles d'oxalate de chaux.

Par tous ces caractères le genre *Gamblea* est bien défini : il diffère des *Hedera* par sa structure, aussi bien que par son appareil végétatif et que par son organisation florale ; il ne partage avec eux que la non-articulation du pédoncule floral. Assez voisin des *Macropanax* par sa structure, il s'en sépare nettement, les *Macropanax* ayant un pédoncule floral articulé, un ovaire dimère et des styles soudés.

Genre Osmoxylon [1].

Les *Osmoxylon* ont des feuilles simples, comme le Lierre, mais ces feuilles sont ovales ou oblongues, entières, penninerves, pourvues à l'aisselle de leur pétiole de deux petites stipules soudées en une languette bicuspidée très peu développée. L'inflorescence est une sorte d'ombelle composée ; sur chaque rayon de l'ombelle générale viennent s'articuler par un long pédoncule deux ou trois capitules de fleurs. L'ovaire est à 8 loges, surmonté d'un disque concave et d'une colonne formée par les styles soudés. Les drupes, à noyaux osseux, contiennent des grains à albumen ruminé par digestion.

Ce genre se trouve, de la sorte, bien défini et ne saurait être confondu avec d'autres.

Genre Oreopanax [2].

On doit limiter le genre *Oreopanax* aux arbres ou arbrisseaux qui présentent les caractères suivants : feuilles palmatilobées ou composées-palmées ; fleurs formant des capitules groupés généralement eux-mêmes en panicules. Fleurs dioïques, 4-7-mères, le plus souvent pentamères, avec un ovaire ordinairement composé de 5 carpelles ou plus. Drupes contenant des graines à albumen ruminé par digestion.

1. Miq. (1863), I, p. 5.
2. Decaisne et Planchon (1854), p. 107.

Ce genre est encore très confus; on peut dire qu'on a rangé dans le genre *Oreopanax*, toutes les espèces ayant des fleurs en capitules et des pétales non cohérents. Nous comptons bien reprendre cette étude quand nous aurons réuni les matériaux nécessaires. Nous faisons rentrer, dès maintenant, dans le genre *Mesopanax* toutes les espèces à feuilles simples dont l'albumen n'est pas ruminé; les espèces à feuilles composées-palmées et albumen non ruminé pourraient trouver place dans le genre *Schefflera*.

Ainsi limité, le genre *Oreopanax* comprend encore des types assez hétérogènes; la plupart des espèces ont un ovaire à loges nombreuses (5 à 12), surmonté de styles libres sur la plus grande partie de leur longueur. L'*O. permixtus* n'a que deux styles, et l'*O. Pavonii* n'a qu'un style simple; il est vrai que dans ces espèces la fleur femelle, ignorée, rentre peut-être dans les types précédents. Mais d'autres espèces comme l'*O. geminatus* March., et l'*O. Salvinii* Hemsl., ont un ovaire bicarpellé et un albumen ruminé; ces espèces nous mènent au genre *Cussonia*.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige d'*Oreopanax* possède généralement une écorce épaisse, différenciée en une couche collenchymateuse externe assez mince, et une couche parenchymateuse interne pourvue de petits canaux sécréteurs et de nombreuses mâcles d'oxalate de chaux. Cette écorce est parfois lacuneuse; c'est le cas d'une espèce, recueillie dans les serres de Kew, sous le nom d'*Aralia mexicana.* Le cylindre central est normal, ne différenciant qu'assez tardivement ses fibres péricycliques. La moelle possède parfois de nombreux canaux sécréteurs épars (*O. guatemalensis*), mais peut en être dépourvue. On trouve toujours, dans une coupe d'entre-nœud, de nombreux faisceaux disposés régulièrement dans l'écorce tout autour de la stèle; ce sont les faisceaux qui se rendent aux feuilles supérieures.

2° *Feuille :* Le pétiole de l'*Oreopanax xalapensis* est pourvu d'un collenchyme continu formé de 3-4 assises de petites cellules plus larges que longues (20 μ/10 μ) et à parois minces. Dans ce collenchyme, on trouve des canaux sécréteurs (30 μ de diamètre) assez régulièrement espacés et entourés par 6 ou 7 grandes

cellules sécrétrices à parois très minces. La couche sous-jacente est constituée par un parenchyme de grandes cellules minces qui présente des canaux sécréteurs. En dedans de ce parenchyme, il existe un anneau festonné de faisceaux libéroligneux à bois intérieur; ces faisceaux, recouverts d'arcs fibreux péricycliques, sont assez régulièrement grands et petits alternativement, les faisceaux petits étant situés plus profondément que les grands. Ce caractère, peu marqué dans cette espèce, se retrouvera plus marqué dans les espèces suivantes. Dans le parenchyme médullaire, on trouve, vers la périphérie, un cercle de faisceaux inverses; entre les deux cercles de faisceaux, on observe des canaux sécréteurs.

Une espèce à feuilles composées-palmées, que nous avons reçue de Kew sous le nom d'*Oreopanax guatemalense*, rentre dans le type précédent; le collenchyme, dépourvu de canaux, est formé de cellules arrondies à parois épaisses; les canaux, de petite taille, se trouvent localisés à la limite des couches collenchymateuse et parenchymateuse. Les faisceaux libéroligneux sont disposés comme dans l'espèce précédente; l'anneau extérieur est beaucoup plus nettement festonné, le liber des petits faisceaux se trouvant à la hauteur des pointes ligneuses des grands faisceaux. Les faisceaux inverses sont situés seulement vis-à-vis des petits faisceaux externes; la moelle est très réduite. L'*O. Lindenii* a une structure voisine : l'alternance de grands et petits faisceaux est bien marquée, mais, dans cette espèce, la moelle est bien moins développée; de plus, les canaux à la limite des couches collenchymateuse et parenchymateuse sont très nombreux; quelques-uns même, pénètrent dans le collenchyme.

Les espèces que nous venons d'étudier (sans pouvoir, faute de fleurs, nous assurer de leur détermination) ont toutes des feuilles composées-palmées. Examinons maintenant la structure du pétiole des espèces à feuilles palmatilobées.

L'*O. platanifolius* possède de grands canaux dans le parenchyme sous-collenchymateux; les faisceaux libéroligneux, à peu près égaux, forment un anneau dont les festons très développés comprennent plusieurs faisceaux. Le parenchyme central, très développé, ne présente pas de faisceaux in-

verses périphériques, mais seulement des canaux sécréteurs.

Cette structure se retrouve dans d'autres échantillons d'espèces indéterminées.

L'*O. Sanderi* est également dépourvu de faisceaux inverses; le tissu parenchymateux central y est peu développé; l'anneau libéroligneux est fortement festonné; certaines bandes saillantes sont même, sur une partie du pétiole, isolées, formant à l'extérieur de l'anneau des faisceaux rayonnés circulaires.

Le limbe des *Oreopanax* a, dans ses nervures, des faisceaux libéroligneux groupés en un anneau entouré par une gaine continue de sclérenchyme péricyclique. Ce limbe est parfois pourvu d'un exoderme collenchymateux sous l'épiderme supérieur. Chez *O. Sanderi* cet exoderme est réduit à une assise de petites cellules aplaties; le parenchyme palissadique est épais. Chez *O. Xalapensis* l'exoderme comprend 2 ou 3 assises de grandes cellules.

Les particularités de structure des *Oreopanax* peuvent être résumées comme il suit :

La tige présente des faisceaux qui se détachent du cylindre central et suivent la tige sur un assez long parcours avant de pénétrer dans les feuilles. Les fibres péricycliques sont peu ou pas développées ; le collenchyme est dépourvu de canaux sécréteurs.

La feuille a un pétiole avec collenchyme et parenchyme extérieurs aux faisceaux, bien développés; l'ensemble des faisceaux, nettement symétrique par rapport à un plan, forme un anneau festonné, les faisceaux, quoique contigus, étant rapprochés inégalement de la périphérie.

Le genre se divise en deux sections d'après les caractères suivants :

Digitatæ : Feuilles composées-palmées. Un cercle interne de faisceaux inverses dans le pétiole.

Lobatæ : Feuilles palmatilobées. Pas de cercle interne de faisceaux inverses dans le pétiole.

Genre Cussonia [1].

Les *Cussonia* sont des arbres ou des arbustes à feuilles palmatilobées ou composées-digitées, définis : 1° par leurs fleurs le plus souvent *sessiles* réunies en *épis denses* sur un axe renflé, ou parfois pédonculées, à pédoncules inarticulés, formant alors des grappes ; 2° par leurs fleurs pentamères à *ovaire dimère* ; 3° par leurs graines à *albumen ruminé* par digestion.

Un certain nombre d'espèces à fleurs en ombelles ont été décrites et rangées dans le genre *Cussonia* ; Harms en a fait le type d'une section *Neocussonia*. Parmi ces espèces le *C. myriantha* a été éliminé par Drake del Castillo qui en a fait un *Schefflera*.

De même le *C. Bojeri* ne peut être maintenu dans le genre, car l'albumen, en effet, n'est pas ruminé par digestion, mais seulement déprimé par les saillies du noyau ; cette espèce devient donc le *Schefflera Bojeri* R. Viguier. Le fruit du *Cussonia monophylla* n'étant pas connu, on ne peut se prononcer sur sa position exacte ; il est probable que cette espèce doit être reportée aux Schefflérinées ; l'organisation de l'albumen étant inconnue, et les fleurs étant en ombelle, il n'est pas possible de maintenir cette espèce parmi les *Cussonia*. Enfin le *Cussonia Gerrardi* Seem. est totalement différent de toutes les autres espèces ; les fleurs forment des *panicules d'ombelles* naissant à l'aisselle des feuilles ; les fleurs ont des *pétales imbriqués* ; les feuilles sont *palmatilobées* et l'albumen n'est probablement *pas ruminé*. Les caractères de cette espèce l'éloignent du genre *Cussonia* ainsi que l'a déjà pensé Oliver ; il y a lieu de la considérer comme étant le type d'un genre que nous appellerons *Seemannaralia*.

Le genre *Cussonia* est donc réduit aux espèces à inflorescence en *épis* ou en *grappes*, à fleurs pourvues d'un ovaire biloculaire, à graines dont l'albumen est ruminé.

Anatomie. — Une tige de *Cussonia racemosa* a une zone corticale collenchymateuse formée de cellules quadratiques à

1. *Thunb. in Nov. Act. Soc. sc.*, Obs. III, 1087, p. 210, t. XII-XIII.

parois relativement minces. Le péricycle possède des îlots fibreux nombreux, mais petits et peu épais. La zone périmédullaire possède de petits canaux situés au voisinage des faisceaux; on peut également trouver des canaux dans le parenchyme médullaire, riche en mâcles. Le pétiole possède plusieurs cercles de faisceaux ayant tous une orientation normale; ces faisceaux ne sont pas contigus mais séparés par de larges zones parenchymateuses; toute la région parcourue par les faisceaux a des éléments à parois solides, légèrement lignifiées, et possède des canaux sécréteurs. Le tissu central est formé de cellules à parois très minces qui se détruisent peu à peu.

Chez *Cussonia racemosa* nous trouvons 2 cercles de faisceaux avec de grands canaux sécréteurs (80 à 100 μ) assez régulièrement disposés entre deux faisceaux consécutifs; on peut observer également de petits canaux dans le collenchyme, mais leur diamètre est très restreint. Il n'y a que deux cercles de faisceaux et beaucoup moins de canaux sécréteurs dans le pétiole de *Cussonia Boivini*; la moelle y est plus largement développée. Le *Cussonia Vantsilana* Drake [1] (fig. 34) a deux cercles de faisceaux très rapprochés, et de petits canaux sécréteurs (25 à 30 μ) entourés généralement d'une gaine de une ou plusieurs assises de cellules différenciées.

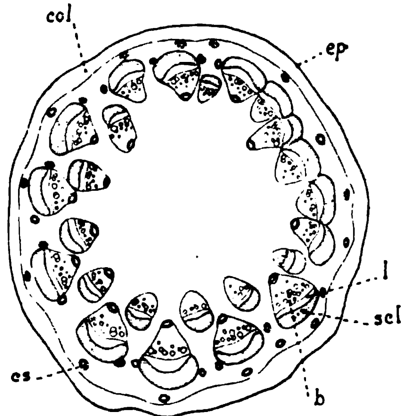


Fig. 34. — Schéma de la structure du pétiole du *Cussonia Vantsilana*. — *col*, collenchyme; *ep*, épiderme; *l*, liber; *scl*, fibres péricycliques; *b*, bois; *cs*, canaux sécréteurs.

La structure du limbe ne présente rien de remarquable. Examinons le limbe de *Cussonia Vantsilana* dont la forme est si spéciale: l'épiderme supérieur est formé de cellules prismatiques de 25 à 30 μ de haut sur 15 à 20 μ de large, que surmonte une cuticule épaisse (de 20 μ). Sous l'épiderme se

1. *Journ. de Bot.*, XI, p. 125, 1897.

trouve une assise exodermique collenchymateuse formée d'éléments tabulaires. Le tissu palissadique, peu épais, est formé de deux assises de cellules bourrées de chlorophylle ; le tissu lacuneux est bien développé.

La nervure médiane est fortement saillante sur la face inférieure ; le tissu palissadique du limbe n'est interrompu que suivant une mince crête collenchymateuse assez saillante. Les faisceaux libéroligneux nombreux et distincts sont entourés d'une épaisse gaine sclérifiée. Les canaux sécréteurs sont très nombreux et quelques-uns ont un diamètre considérable.

Ce genre *Cussonia* est, en résumé, bien caractérisé par ses fleurs toujours en épis ou en grappes, à ovaire biloculaire, par ses graines à albumen ruminé, par la structure de son pétiole. Le genre est donc réduit à la section *Eucussonia* de Harms. Nous renvoyons à la clef des espèces données par le distingué monographe, ainsi qu'à ses *Araliacæ africanæ* (1899). Drake a également décrit deux espèces intéressantes (1897), le *C. Boivini* à épis simples et le *C. Vantsilana*.

Toutes les espèces à fleurs en ombelles qui avaient été placées dans ce genre (section *Neocussonia* Harms) doivent en être retirées.

Le *Cussonia Gerrardii* doit être considéré comme étant le type d'un nouveau genre **Seemannaralia** qu'on peut caractériser ainsi : arbre à grandes feuilles alternes, palmatilobées, à 5 lobes acuminés, dentés, ovoïdes ; pas de stipules ; inflorescence en grappes d'ombelles axillaires ; fleurs non articulées, pentamères ; calice à 5 dents larges, ovatodeltoïdes ; pétales ovales, imbriqués ; 5 étamines à anthères ovales, introrses, dorsifixes ; ovaire biloculaire à disque convexe surmonté de deux styles libres ; fruit (non mûr) ovale, allongé, avec graines à albumen non ruminé (?). Si l'albumen est véritablement lisse, ce genre devra être placé dans les *Schefflérinées*, au voisinage des *Tetrapanax*, *Echinopanax* et *Didymopanax*. Si l'albumen est, au contraire, ruminé, c'est dans la tribu des Hédérinées, au voisinage des *Cussonia*, qu'il devra être rangé, s'en distinguant nettement par ses inflorescences et par la préfloraison de la corolle.

Genre Heteropanax [1].

On désigne sous le nom d'*Heteropanax* de petits arbres à grandes feuilles composées-pennées à plusieurs degrés. Les ombelles sont groupées en grandes panicules rameuses, terminales couvertes parfois de petits poils étoilés. Les fleurs, inarticulées, sont pentamères; le calice, à 5 dents, est légèrement velu; les pétales membraneux sont à préfloraison valvaire; l'androcée est isostémone; l'ovaire dimère, velu, est surmonté de styles libres. Le fruit, très large, comprimé, contient des graines à albumen ruminé par digestion.

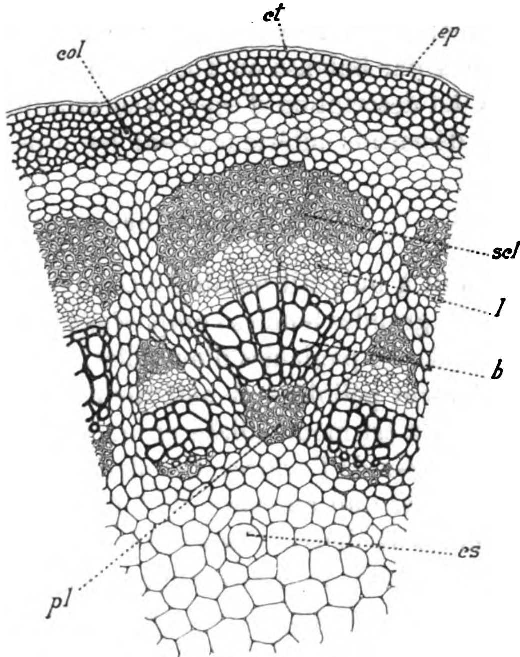


Fig. 35. — Fragment d'une coupe transversale du pétiole de l'*Heteropanax fragrans*. — *ep*, épiderme; *ct*, cuticule; *col*, collenchyme; *pl*, fibres; *cs*, canaux sécréteurs; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, fibres péricycliques.

Anatomie. — Les matériaux nous ont manqué pour étudier complètement la structure de ce genre. Le rachis (fig. 35), sous un collenchyme mince, a un cercle de faisceaux rapprochés, mais non contigus, et surmontés d'arcs fibreux péricycliques épais, formés de fibres à lumière réduite. Entre ces faisceaux dans les espaces, triangulaires en coupes transversales, limités par les bois, se trouvent d'autres faisceaux, pourvus également de fibres extralibériennes; leur orientation est normale. Il y a donc chez *Heteropanax* deux cercles de fais-

1. Seem. (1866), IV, 297, et *Flora Vitiensis*, p. 114.

ceaux extrêmement rapprochés. La partie ligneuse de ces faisceaux est uniquement formée de vaisseaux; elle ne présente pas de fibres. La moelle possède, à sa périphérie, des canaux sécréteurs disposés suivant un cercle.

Ce genre ne comprend jusqu'à présent qu'une seule espèce, l'*Heteropanax fragrans*. Mais il doit comprendre d'autres espèces; nous avons notamment examiné des échantillons récoltés par Balansa au Tonkin, qui diffèrent notablement du type. La description d'espèces sortant des limites de ce travail, nous décrirons ultérieurement les espèces de ce genre.

Genre Macropanax[1].

Réduit à un petit nombre d'espèces, ce genre comprend des arbres à grandes feuilles composées-palmées, et à inflorescences terminales en panicules d'ombelles. Les fleurs en ombelles sont courtement pétiolées et nettement articulées sous l'ovaire; le pédoncule est même dilaté en un petit calicule entier embrassant la base de l'ovaire. Ces fleurs sont régulièrement pentamères avec un androcée de 5 étamines et un ovaire dimère, surmonté de deux styles assez longs, et complètement soudés. Le fruit est une drupe ovoïde à noyau membraneux, contenant des graines à albumen fortement ruminé par digestion.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige de *Macropanax oreophilus*, présente la structure habituelle; le collenchyme à cellules grandes et parois peu épaisses forme à peu près toute l'écorce; le péricycle est différencié en petits îlots de fibres à parois très minces, superposés aux faisceaux libéroligneux; entre ces îlots, il présente de grands canaux sécréteurs. La zone périmédullaire, faiblement lignifiée, est parcourue par un certain nombre de canaux sécréteurs de diamètre généralement plus petit que celui des canaux péricycliques. La moelle est dépourvue de canaux; ses éléments ne sont pas lignifiés et conservent longtemps leur vitalité. Quelques cellules renferment des mâcles.

Le bois secondaire présente des particularités de structure qui le séparent des autres bois que nous avons étudiés : les

1. Miq. (1855), I, 1, p. 763.

vaisseaux sont nombreux (une vingtaine au mmq), groupés sans orientation nette. Ces vaisseaux arrondis ont environ 100 μ de diamètre ; ils sont ponctués, avec ponctuations plus ou moins étirées transversalement en boutonnière ; les fibres, nombreuses, ont une lumière naturellement beaucoup plus réduite que celle des vaisseaux, mais l'épaisseur de leurs parois

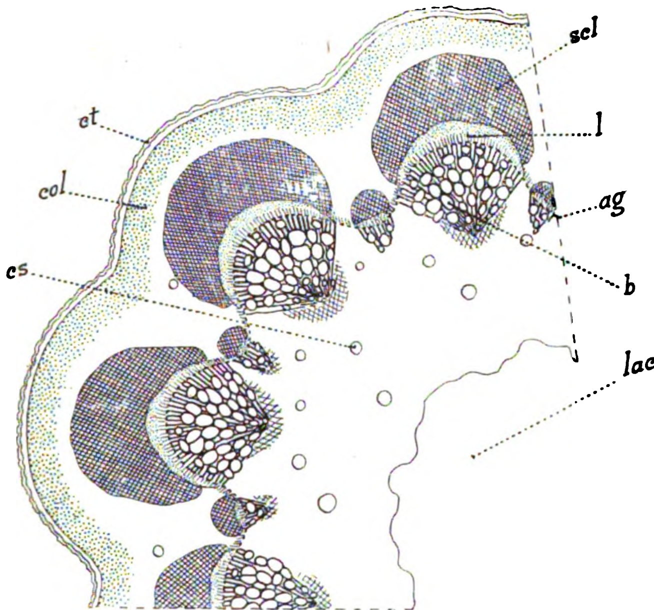


Fig. 36. — Coupe transversale schématique du pétiole du *Macropanax oreophilus*. — *ct*, cuticule : *col*, collenchyme ; *cs*, canaux sécréteurs ; *scl*, fibres ; *l*, liber ; *ag*, assise génératrice ; *b*, bois ; *lac*, lacune.

excède à peine celle de la paroi des vaisseaux. Enfin les rayons sont de beaucoup les plus larges parmi les types que nous avons étudiés : leur largeur est de 140 à 160 μ ; les cellules qui les constituent sont allongées radialement (60 μ de long, 30 μ de haut, 20 μ à 30 μ de large).

2° *Feuille* (fig. 36) : Le pétiole est remarquable par l'extrême minceur du collenchyme qui est de 1/10e de millimètre environ. On observe directement sous ce collenchyme la présence d'épais arcs péricycliques lignifiés. Les faisceaux sont disposés sur un seul cercle. Il faut distinguer : 1° de grands faisceaux, formés de nombreuses files de vaisseaux semblant dépourvus de fibres et rayonnant autour d'un centre, de sorte que l'ensemble

dessine un demi-cercle ; 2° de petits faisceaux réduits à un très petit nombre d'éléments. Grands et petits faisceaux alternent très régulièrement ; à l'intérieur de ce cercle se trouvent quelques assises parenchymateuses, mais la partie centrale est souvent résorbée. Les canaux sécréteurs sont peu nombreux et irrégulièrement répartis dans ce pétiole, entre les faisceaux, dans la partie persistante du parenchyme central.

Anatomiquement, le genre *Macropanax* peut être caractérisé de la manière suivante :

Tige dépourvue de faisceaux médullaires. Canaux sécréteurs péricycliques et périmédullaires.

Pétiole avec faisceaux libéroligneux alternativement grands et petits disposés suivant un seul cercle. Canaux sécréteurs irrégulièrement disposés.

Genre Hederopsis [1].

Ce genre se rapproche du genre *Hedera* par ses fleurs régulièrement pentamères avec 5 styles soudés sur un disque assez développé, par ses inflorescences en panicules d'ombelles et par ses fruits bacciformes avec des graines à albumen ruminé par digestion. Il en diffère toutefois par ses feuilles composées-palmées et surtout par ses fleurs articulées sur leur pédoncule.

Les *Macropanax* sont également très voisins de ce genre, mais leur ovaire n'a que deux ou trois carpelles.

L'unique espèce du genre est l'*Hederopsis Maingayi*.

Répartition géographique.

Le genre *Hedera* est la seule Araliacée qui habite notre pays ; son aire est considérable, puisqu'il s'étend depuis l'Afrique septentrionale jusqu'au Japon en couvrant toute l'Europe et l'Asie jusqu'à l'Himalaya. La variété à fruits noirs (*melanocarpa* Seem.) est répandue dans le nord de l'Europe. En Grèce croît la variété à fruits jaunes (*chrysocarpa* Walsh). Cette espèce, très en honneur dans l'ancienne Grèce, y aurait

1. C. B. Clarke (1879), II, p. 739.

été importée de l'Inde en même temps que le culte de Bacchus; le fait que du Lierre à fruits jaunes a été trouvé par Wallich dans le Népal est une preuve, d'après Seemann, de l'exactitude de cette tradition.

L'Afrique (Alger, Madère, Canaries) possède la variété *canariensis* signalée également en Irlande. L'Asie posséderait surtout la variété *Colchica*.

En dehors de ces contrées, le Lierre a été introduit dans de nombreuses régions. On le retrouve jusqu'en Nouvelle-Zélande où Cheesemann le signale comme déjà bien acclimaté sans être toutefois complètement naturalisé.

Le *Gamblea ciliata* a été récolté dans le Sikkim à 10000 pieds d'altitude, dans la région à *Rhododendron Falconeri*.

Les *Osmoxylon* ont été trouvés à Amboine et dans la Nouvelle-Guinée.

Le genre *Hederopsis* habite Malacca; les *Macropanax* sont surtout répartis dans l'Himalaya, on les rencontre depuis le Népal jusque dans la province de Tenasserim.

Enfin le genre *Oreopanax* est caractéristique de l'Amérique du Sud (sauf le Chili et la Patagonie), de même que le genre *Cussonia* est spécial au continent africain.

Résumé.

La tribu des Hédérinées comprend les Araliacées à feuilles alternes, fleurs à androcée isostémone, ovaire bi-n-loculaire, graines à *albumen ruminé par digestion*.

On peut la diviser de la manière suivante :

A. *Fleurs articulées* .... ***Hédéropsidées.***
Plantes à feuilles composées-palmées. Fleurs à styles complètement soudés.
1. Ovaire quinquéloculaire .... *Hederopsis.*
2. Ovaire 2 (ou 3) loculaire. Pétiole avec un cercle de faisceaux libéroligneux .... ***Macropanax.***

B. *Fleurs non articulées* .... ***Hédérées.***
a. Feuilles composées-pennées.
Styles libres. Fruits aplatis, très larges. Ovaire dimère. Pétiole avec deux cercles très rapprochés de faisceaux normaux.. .... *Heteropanax.*
b. Feuilles simples ou composées-palmées.
1. Styles complètement soudés. Feuilles simples.

α. Feuilles palminerves, ovaire 5-loculaire. Pétiole avec un cercle de faisceaux distincts. Inflorescence en panicule d'ombelles.......................... *Hedera.*
β. Feuilles simples penninerves. Ovaire 8-loculaire. Inflorescence en ombelle composée. *Osmoxylon.*
II. Styles soudés sur la moitié de leur longueur. Feuilles composées-palmées. Deux cercles de faisceaux, l'intérieur inverse dans le pétiole. Fleurs en ombelles. Ovaires 3-5 loculaire.... *Gamblea.*
III. Styles libres ou un peu soudés à la base. Fleurs sessiles. Feuilles composées-palmées.
α. Fleurs en capitules. Ovaire à 4-5 loges ou plus; faisceaux se rendant aux feuilles après un long parcours dans l'écorce de la tige. Un anneau extérieur festonné de faisceaux dans le pétiole.................................. *Oreopanax.*
β. Fleurs en épis. Ovaire à 2 loges. Plusieurs cercles de faisceaux normaux dans le pétiole.................................. *Cussonia.*

5. — MYODOCARPINÉES.

Myodocarpus. — *Delarbrea.* — *Porospermum.*

Genre Myodocarpus.

Ce genre a été créé par Brongniart et Gris (1861), pour des plantes dont le fruit est une double samare, qui « simule une mouche au repos ». Les inflorescences terminales, de grande taille, sont des panicules d'ombelles. Chaque fleur est articulée sur le pédoncule floral. Le calice forme 5 lobes aigus ou arrondis, bien développés au-dessus de l'ovaire; la corolle comprend 5 pétales à large base, à préfloraison imbriquée et cohérents en calyptre. L'androcée est isostémone et l'ovaire comprend deux carpelles surmontés de deux styles libres et légèrement coudés. Le fruit, non charnu, est donc pourvu de deux larges ailes déjà indiquées sur l'ovaire. Dans sa partie profonde ce fruit possède de nombreuses poches sécrétrices, contenant une oléorésine d'odeur très agréable, qui font saillie dans la cavité ovarienne et s'impriment même à la surface de l'albumen qui n'est pas ruminé.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige de *Myodocarpus elegans* a un collenchyme assez peu différencié, présentant de nombreuses

mâcles. L'écorce, dans sa zone profonde, a des canaux sécréteurs, dont le diamètre varie de 100 à 150 μ. Le péricycle est différencié en arcs fibreux peu épais et possède des canaux sécréteurs identiques à ceux de l'écorce. Le liber semble dépourvu de canaux sécréteurs. La moelle, de très bonne heure lignifiée, a, vers la périphérie, un cercle de grands canaux semblables aux canaux corticaux et péricycliques. Le *Myodocarpus simplicifolius* présente la même structure que le *M. elegans*.

2° *Feuille :* Si on examine le pétiole des espèces à feuilles simples et très coriaces comme *Myodocarpus crassifolius* et

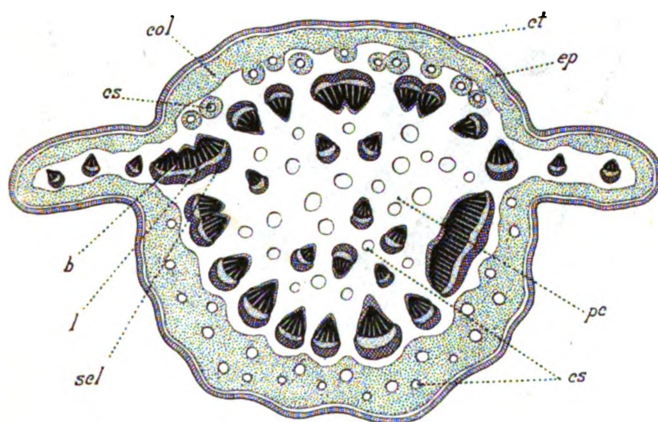


Fig. 37. — Schéma de la structure du pétiole du *Myodocarpus floribundus*. — *ep*, épiderme; *ct*, cuticule; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *b*, bois; *l*, liber; *scl*, fibres péricycliques; *pc*, parenchyme.

M. floribundus (fig. 37), on constate que ce pétiole est extrêmement épais. Le collenchyme, à cellules très épaisses, est recouvert d'un épiderme pourvu d'une cuticule très forte. Presque directement sous le collenchyme, se trouve un cercle, assez irrégulier, de faisceaux méristéliques. Ces faisceaux sont généralement bien distincts, séparés par de larges bandes parenchymateuses, pourvues quelquefois de canaux sécréteurs. A l'intérieur de ce cercle, on trouve de nombreux faisceaux dont l'orientation est des plus irrégulières. Tous ces petits faisceaux sont recouverts d'un petit arc fibreux supralibérien. Les canaux sécréteurs, très nombreux, ont un diamètre variable suivant la situation dans le pétiole : plus ils sont éloignés de la périphérie, plus leur diamètre est considérable. Les canaux situés vers le centre ont

une lumière très grande (100-200 μ), tandis que les canaux situés dans le collenchyme sont petits (30-50 μ).

Le pétiole des espèces à feuilles simples, membraneuses est beaucoup plus grêle, mais a, en somme, les mêmes caractères que précédemment.

Chez *M. simplicifolius*, le pétiole est plan sur sa face ventrale, de sorte que l'anneau de faisceaux libéroligneux, qui est parallèle au contour du pétiole, est également plan sur cette face ventrale. Les faisceaux internes ont une tendance à se disposer

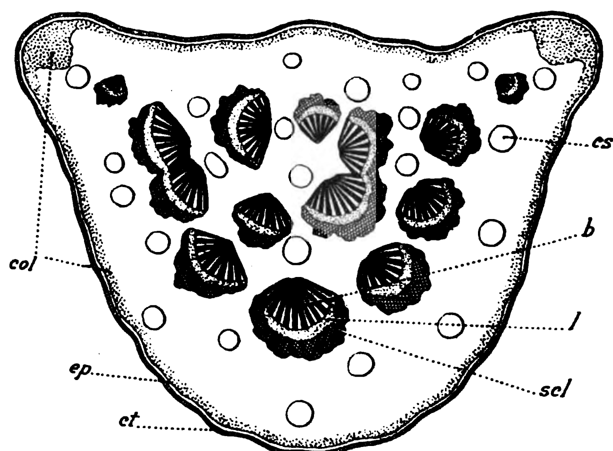


Fig. 38. — Schéma de la structure du pétiole du *Myodocarpus Vieillardi*. — *col*, collenchyme; *ep*, épiderme; *ct*, cuticule; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois, *cs*, canaux sécréteurs.

aussi sur un seul rang, mais leur orientation est toujours très variée. La partie centrale est dépourvue de faisceaux et de canaux sécréteurs. Chez *M. Vieillardi* (fig. 38), les faisceaux, bien moins nombreux, sont disposés beaucoup plus profondément, de sorte que les faisceaux internes vont presque jusqu'au centre. Les canaux sécréteurs, toujours très nombreux, semblent avoir à peu près partout le même diamètre.

Le pétiole d'une espèce à feuilles composées, comme *M. fraxinifolius*, possède vers sa base un seul cercle de faisceaux libéroligneux très rapprochés avec arcs fibreux péricycliques. L'écorce et la périphérie de la moelle possèdent des canaux sécréteurs à lumière considérable; les cellules de la moelle sont vides. Dans la région tout à fait supérieure, les fais-

ceaux ont un arrangement différent à cause des nombreuses folioles insérées sur le rachis.

Le limbe chez *M. crassifolius* (fig. 39) et *M. floribundus* est très épais ; un puissant exoderme collenchymateux sur la face supérieure sépare les petites cellules du tissu palissadique, de l'épiderme pourvu d'une cuticule surélevée. La structure de la nervure médiane large et saillante, rappelle celle du pétiole,

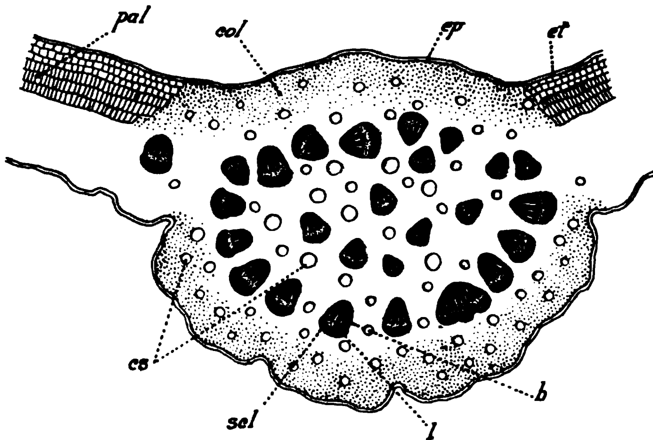


Fig. 39. — Schéma de la structure du limbe du *Myodocarpus crassifolius*. — *ct*, cuticule; *ep*, épiderme; *col*. collenchyme; *pal*, tissu palissadique (sous un épais exoderme collenchymateux); *cs*, canaux sécréteurs; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois.

car on trouve dans cette nervure un cercle externe de faisceaux très éloignés les uns des autres, et des faisceaux centraux épars, d'orientation très variée. De nombreux canaux sécréteurs parcourent cette nervure.

La même structure s'observe dans les autres espèces, mais, suivant que les feuilles sont membraneuses ou un peu coriaces, l'exoderme collenchymateux fait défaut ou est représenté par une assise de cellules sous l'épiderme supérieur. La nervure médiane comprend toujours de nombreux faisceaux irrégulièrement disposés et de nombreux canaux sécréteurs. Dans les folioles de *M. fraxinifolius*, la nervure médiane a un cercle très régulier de faisceaux libéroligneux se touchant latéralement avec épaisse gaine sclérifiée extralibérienne et intraligneuse.

Ce genre, dont nous avons déjà publié une monographie, comprend les espèces suivantes :

A. *Simplicifoliæ* R. Viguier.
  a. Feuilles très coriaces, à nervation en réseau très épais et saillant. Hypoderme épais sous l'épiderme supérieur.
    1. Ailes du fruit échancrées latéralement. Axe principal sans ombelle terminale............ ***M. crassifolius*** Dub. et R. Vig.
    2. Ailes du fruit non échancrées latéralement. Ombelle terminant l'axe principal................ ***M. floribundus*** Dub. et R. Vig.
  b. Feuilles non très coriaces à nervures peu serrées et peu saillantes.
    1. Fruit à ailes étroites, droites, peu échancrées à la base.................................. ***M. Vieillardi*** Brong. et Gris, et var. ***longipes*** Dub. et R. Vig.
    2. Fruit à ailes échancrées vers la base et arrondies latéralement.
      + Feuilles acuminées petites, à pétiole notablement plus court que le limbe.......... ***M. elegans*** Dub. et R. Vig., et var. ***gracilis***.
      ++ Feuilles acuminées à pétiole aussi long que le limbe.......................... ***M. simplicifolius*** Brong. et Gris.
      +++ Feuilles grandes non acuminées, à pétiole ayant environ la moitié de la longueur du limbe.
        α. Bractées très développées............ ***M. involucratus*** Dub. et Vig., et var. Le Rati.
        β. Bractées peu développées. Fruit plus large que dans l'espèce précédente.... ***M. Brongniarti*** Dub. et Vig.

B. *Pinnatifoliæ* R. Viguier.
  a. Akènes non recouverts par les lobes du calice.... ***M. fraxinifolius*** Brong. et Gris, et var. ***Balansæ*** Dub. et Vig.
  b. Akènes recouverts par les lobes du calice.
    1. Sépales membraneux très développés......... ***M. coronatus*** Dub. et R. Vig.
    2. Sépales peu développés, feuilles paucifoliolées. ***M. pinnatus*** Brong. et Gris.

Par ses caractères ce genre se montre un intermédiaire entre les Ombellifères et les Araliacées; Brongniart et Gris voulaient le placer dans les Ombellifères, Bentham et Hooker dans les Araliacées; la chose importe peu. Il faut retenir que par leur fruit les *Myodocarpus* se rattachent à la première famille, tandis que, par leur port, par leurs fleurs articulées, à pétales à large base, etc., ils se rapprochent de la seconde. Les *Myodocarpus*, comme le fit du reste remarquer Baillon, sont inséparables des *Delarbrea* qui sont de vraies Araliacées.

Genre Delarbrea[1].

Les *Delarbrea* sont des arbres à feuilles composées-imparipennées. Les fleurs, disposées en grappes composées d'ombelles, sont articulées sur le pédoncule floral. Les fleurs sont identiques à celles des *Myodocarpus*, sauf que les sépales se recouvrent par leurs bords, que les pétales ne sont pas cohérents en calyptre et que les styles ne sont pas genouillés. Le fruit est une drupe globuleuse qui, comme chez les *Myodocarpus*, possède de nombreuses poches sécrétrices qui font saillie dans la cavité ovarienne et s'impriment à la surface de l'albumen non ruminé.

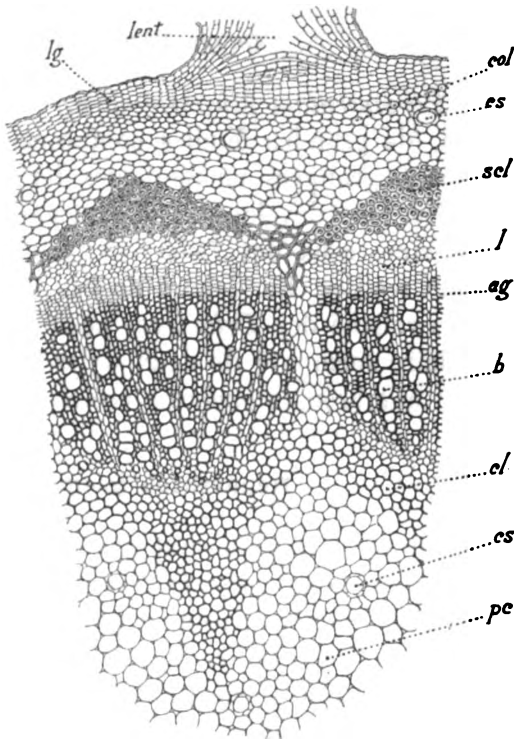


Fig. 40. — Coupe transversale d'un pétiole de *Delarbrea spectabilis*. — *lg*, liège; *lent*, lenticelle; *col*, collenchyme; *cs*, canal sécréteur; *scl*, péricycle; *l*, liber; *ag*, assise génératrice interne; *b*, bois; *cl*, cellules de la moelle lignifiées; *pc*, moelle.

Anatomie (fig. 40). — Nous n'avons pu nous procurer de tiges pour en étudier la structure. Les grandes feuilles pennées du *Delarbrea spectabilis* sont intéressantes car elles possèdent, dans leur pétiole, des formations secondaires très développées. L'assise génératrice péridermique, sous-épidermique, développe une couche épaisse de liège comme dans une tige. De même les faisceaux libéroligneux,

1. Vieillard, *Bull. Soc. linn. Normandie*, IX, p. 342, 1865.

groupés en un anneau continu, développent, comme dans une tige, d'abondantes formations secondaires. Le péricycle se lignifie fortement. Les canaux sécréteurs, épars dans la moelle, ou péricycliques ont, contrairement à ceux des *Myodocarpus*, une lumière extrêmement petite (20-30 μ).

Genre Porospermum[1].

Le *Porospermum Michieanum* a, comme les plantes précédentes, de grandes feuilles composées-pennées et des fleurs articulées, groupées en panicules terminales d'ombelles. Les 5 sépales, bien développés, ne sont pas imbriqués dans le bouton comme ceux des *Delarbrea*; les anthères sont, de plus, presque sessiles. En dehors de ces deux caractères la plante est très voisine des *Delarbrea*, possédant également un ovaire biloculaire surmonté de deux styles libres et une drupe pourvue de nombreuses poches sécrétrices.

Répartition géographique.

Les Myodocarpinées sont des plantes exclusivement océaniennes. Le genre *Myodocarpus* est endémique à la Nouvelle-Calédonie : il ne semble pas avoir de représentants dans l'Australie orientale. Les *Myodocarpus* affectionnent particulièrement les régions sèches, et la plupart des espèces se trouvent dans les régions arides argilo-ferrugineuses des massifs serpentineux; les uns, franchement xérophiles, vivant sur ces grands plateaux arides, les autres semblant préférer « les parties basses et en cuvette où s'accumulent des amas d'humus ». Le *Myodocarpus simplicifolius* descend jusqu'à la côte; il a été signalé en différents points de la baie de Prony. Le *Myodocarpus fraxinifolius* habite des régions variant de 200 à 1 000 mètres d'altitude, versants des montagnes, limites de l'épanchement serpentineux, mais en des parties abritées, légèrement humides, chargées d'humus.

1. F. Müller, *Fragm. phytogr. Austral.*, VII, p. 94, 1870.

Résumé.

Les Myodocarpinées comprennent donc des arbres dont les inflorescences terminales, en panicules d'ombelles, ont des fleurs présentant les caractères suivants :

1° Fleurs toujours articulées sur le pédoncule floral ; 2° calice à lobes exceptionnellement développés au-dessus de l'ovaire ; 3° corolle à préfloraison imbriquée ; 4° androcée isostémone ; 5° ovaire à 2 carpelles ; 6° fruits pourvus de poches sécrétrices ; 7° albumen non ruminé. Tous ces caractères, principalement celui des poches sécrétrices dans le fruit, font des Myodocarpinées un groupe bien homogène, bien différencié, très voisin des Ombellifères.

On les divise de la manière suivante :

1. Feuilles simples ou composées-pennées; faisceaux du pétiole disposés en un cercle dans les espèces à feuilles composées, épars à l'intérieur d'un cercle de faisceaux normaux dans les espèces à feuilles simples ; canaux sécréteurs à large lumière. Fruit sec. Sépales non imbriqués. Styles genouillés (Nouvelle-Calédonie)........................ *Myodocarpus.*
2. Feuilles composées-pennées présentant un seul cercle de faisceaux libéro-ligneux dans le pétiole et d'abondantes formations secondaires. Canaux sécréteurs à petit diamètre. Fruit drupacé. Calice à sépales imbriqués. Styles droits (Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Guinée)...... *Delarbrea.*
3. Feuilles composées-pennées. Fruit drupacé. Sépales non imbriqués. Styles droits (Australie)...................................... *Porospermum.*

6. — PLÉRANDRINÉES.

Tupidanthus. — *Plerandra.* — *Plerandropsis.* — *Octotheca.* — *Tetraplasandra.* — *Reynoldsia.* — *Pterotropia.* — *Gastonia.* — *Sciadodendron.*

Genre Tupidanthus [1].

Le *Tupidanthus calyptratus* est un arbre à feuilles composées-palmées, qui, par son organisation florale [2], s'éloigne consi-

1. Hooker fils et Thomson, *Hook. Bot. Mag.*, t. 4908, 1856.
2. Nous n'avons pu nous procurer ces fleurs dont le développement serait des plus intéressants à suivre. La structure de l'ovaire serait à examiner de très près ; il serait intéressant également de savoir si les pétales sont véritablement valvaires, ou s'ils sont complètement soudés, de même que ceux des *Rhaptopétalacées*.

dérablement de toutes les plantes que nous avons examinées jusqu'ici. La corolle épaisse est formée de pétales complètement soudés en une coiffe qui tombe d'un seul bloc. Les étamines, très nombreuses, disposées en plusieurs séries, ont un filet court et des anthères introrses dorsifixes. L'ovaire, globuleux, légèrement comprimé, comprend un grand nombre de loges très étroites (90 à 100) contenant chacune un ovule pendant analogue à celui des autres Araliacées. Le fruit, charnu, contient de très nombreux noyaux crustacés avec des graines à albumen lisse. Le pédoncule floral est inarticulé.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige jeune a une écorce assez épaisse plus ou moins collenchymateuse où la distinction en deux couches est malaisée; la zone interne est pourvue de petits canaux sécréteurs, ainsi que le péricycle ; le bois est indiqué par une série de petites files radiales de vaisseaux; sans qu'on puisse trouver de groupement en faisceaux distincts, toutes ces files étant isolées et inégalement distantes les unes des autres ; la moelle, très épaisse, a des cellules qui perdent de très bonne heure leur contenu ; elle présente de petits canaux sécréteurs.

Une tige très épaisse montre sous le liège une écorce collenchymateuse; le péricycle différencie, à la longue, de petits îlots circulaires de fibres à parois épaisses; le liber secondaire présente dans son parenchyme des canaux sécréteurs très petits. Le bois secondaire possède des vaisseaux nombreux, isolés, ou plus ou moins groupés en files radiales.

2° *Feuille :* Il y a dans le pétiole un collenchyme à cellules épaisses, dépourvu de canaux sécréteurs; le parenchyme sous-jacent possède, dans sa région moyenne, de petits canaux sécréteurs entourés d'une gaine de cellules légèrement dissemblables de leurs voisines. En dedans de ce parenchyme, se trouve un anneau assez large de cellules parenchymateuses lignifiées dans lequel se trouvent enclavés les faisceaux libéroligneux. Ces faisceaux sont irrégulièrement groupés et sont de taille très inégale. Les faisceaux périphériques ont leur liber extérieur par rapport au bois et sont recouverts d'arcs fibreux péricycliques qui ne se trouvent pas dans les autres faisceaux. Les faisceaux internes, très irrégulièrement disposés, ont une

orientation des plus variables; les faisceaux les plus profonds sont inverses, avec bois en dehors et liber en dedans.

La moelle, bien développée, est formée de grandes cellules qui perdent rapidement leur contenu mais ne lignifient pas leur membrane ; elle présente un cercle périphérique de canaux sécréteurs dont la position est indépendante de celle des faisceaux qui sont au voisinage; il n'y a pas de lacune centrale.

Le limbe possède un exoderme collenchymateux sous l'épiderme supérieur; cet exoderme est formée de 3-4 assises de cellules à membrane épaisse et dépourvues de chlorophylle; la structure du parenchyme chlorophyllien n'a rien de remarquable.

La nervure médiane est fortement développée sur la face inférieure du limbe, tandis que sur la face supérieure, elle ne fait saillie que sous forme d'une petite crête collenchymateuse. Elle est caractérisée par la présence de très nombreux petits faisceaux isolés, épars au milieu d'un parenchyme pourvu de canaux sécréteurs.

Genre Plerandra[1].

Les *Plerandra*, que nous n'avons pu, faute de matériaux, étudier en détail, sont des arbres à feuilles composées-palmées. Les fleurs, non articulées sur le pédoncule, ont un calice plus ou moins développé au-dessus de l'ovaire et une corolle formée de 5 pétales épais qui, dans certaines espèces, sont soudés en calyptre. Les étamines sont très nombreuses, ordonnées en une ou plusieurs séries. L'ovaire compte de 5 à 20 loges. Les graines ont un albumen non ruminé.

Ce genre est, on le voit, assez voisin du précédent.

Le *Plerandra Grayi* a un ovaire à 12-15 loges surmonté d'une masse épaisse et large formée par les styles soudés ; le *P. Pickeringii* Gray est assez voisin; dans ces deux espèces les pétales sont réunis en coiffe.

Le *Plerandra Nesopanax* Harms, type d'un genre pour

1. A. Gray, *Bot. U. St. Expl. Exped.*, I, p. 729, t. XCV, 1854.

Seemann, diffère des précédents par son ovaire à 5-7 loges surmonté de styles courts, distincts. Ses pétales ne sont pas cohérents, ses étamines nombreuses, à filets courts, sont disposées en plusieurs séries.

Le *Plerandra vitiensis*, type du genre *Bakeria* pour Seemann, a des pétales libres, un androcée de 15 étamines et un ovaire à 5 loges. Ces 5 espèces se groupant en 3 séries bien distinctes, il y a lieu d'établir dans le genre 3 sections correspondantes: *Euplerandra*, *Nesopanax*, *Bakeria*.

Le *P. jatrophæfolia* Hance doit, sans aucun doute, être éliminé du genre.

Anatomie. — Le pétiole du *Plerandra Nesopanax* a un collenchyme, formé de petites cellules régulières, qui présente de place en place de petits canaux sécréteurs. Des canaux sécréteurs, d'un diamètre énorme, se trouvent dans le parenchyme sous-jacent. En dedans du parenchyme, on observe un cercle très régulier de faisceaux libéroligneux ; ces faisceaux, égaux, sont contigus et entourés de fibres. A l'intérieur de ce cercle, on observe des faisceaux distincts, normaux, non entourés de sclérenchyme, alternant avec de grands canaux sécréteurs; cette structure rappelle celle que nous avons rencontrée dans le genre *Dizygotheca*.

Genre **Plerandropsis** gen. nov.

Nous désignerons sous ce nom, un genre nouveau de Plérandrinées établi sur un échantillon, malheureusement petit, récolté au Tonkin par l'abbé Bon (n° 2160. Herb. Mus. Paris). Cette plante, que nous nommerons *Plerandropsis Bonii*, présente des *feuilles simples*, *palmatilobées*. Les fleurs, en ombelles, ont *5 sépales ovales*, *acuminés*, *plus ou moins bifides au sommet*, et *10 pétales* valvaires soudés en calyptre.

L'androcée comprend *un grand nombre d'étamines*, et l'ovaire comprend *dix carpelles* surmontés de petits styles courts subulés.

Les feuilles simples de cette espèce sont membraneuses et présentent 7-8 lobes dentés; elles rappellent celles des *Brassaiopsis*. Nous n'aurions pas rangé cette plante dans un genre

spécial, malgré la forme de ses feuilles, si l'organisation florale n'avait pas différé de celle des genres précédents. Le développement du calice, la présence de dix pétales et d'un nombre égal de carpelles, sont autant de caractères que nous n'avons pas encore rencontrés dans cette tribu.

Les pétales, relativement minces, présentent une crête médiane, collenchymateuse, bien développée. Ils présentent dans leur couche moyenne, entre deux couches supérieure et inférieure de collenchyme, de grandes lacunes ou des canaux sécréteurs ; ils sont peu vascularisés.

Ces pétales sont fortement renflés sur leurs bords. La concrescence en calyptre, dans ce genre comme dans beaucoup d'autres, est due à ce que la surface de contact entre deux pétales consécutifs est non pas un plan, mais une surface ondulée, de sorte que ces pétales se trouvent engrenés; en outre, les cellules épidermiques, saillantes en dent de scie, à cuticule épaisse, s'engrènent également, maintenant encore plus solidement le contact entre ces pétales, bien que, morphologiquement, la corolle soit réellement dialypétale.

A côté du *P. Bonii* il faut peut-être placer le *Plerandra jatrophæfolia* Hance. Mais l'espèce de Hance est très différente de la plante récoltée par Bon.

Genre **Octotheca** gen. nov.

Nous distinguons sous ce nom générique une espèce, *Dizygotheca plerandroides* R. Vig., que nous avions placée autrefois dans le genre *Dizygotheca*, car ses fleurs, non articulées, possèdent, comme les *Dizygotheca*, des anthères à 8 sacs polliniques (fig. 41), en même temps que la plante a des feuilles composées-palmées.

Nous croyons pourtant devoir distinguer un genre spécial, car le *D. plerandroides* s'éloigne par plusieurs caractères des vrais *Dizygotheca*.

En premier lieu les fleurs ont *3 verticilles d'étamines*, tandis que les *Dizygotheca* ont un androcée isostémone. L'ovaire présente autant de loges qu'il y a d'étamines, soit *15 carpelles*, la co rolle a des pétales moins épais et *cohérents en calyptre.*

Enfin le calice, à peine saillant chez les *Dizygotheca*, présente ici *5 lobes arrondis, obtus, largement développés au-dessus de l'ovaire.*

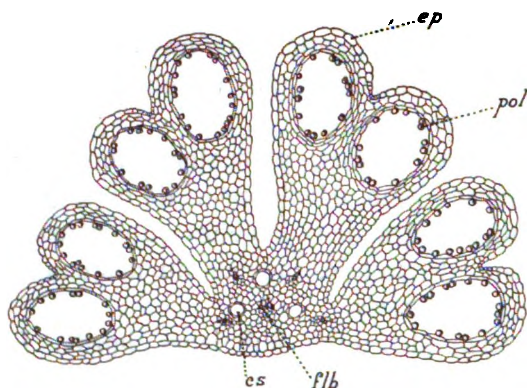


Fig. 41. — Section transversale d'une étamine d'*Octotheca plerandroides*. — *ep*, épiderme; *pol*, grains de pollen ; *cs*, canaux sécréteurs ; *flb*, faisceaux libéroligneux.

Anatomie. — Ce genre, qui par son organisation florale est intermédiaire entre les *Plerandra* et les *Dizygotheca*, se rapproche surtout de ce dernier genre par sa structure. On observe jusque dans le pétiolule et dans la nervure médiane de ses grandes feuilles, de grands canaux sécréteurs et des faisceaux distincts disposés en cercles concentriques.

Genre Tetraplasandra[1].

On range dans ce genre des plantes assez voisines des précédentes par leur organisation florale, mais possédant des feuilles composées-pennées. Les fleurs ont de 5 à 8 pétales, souvent cohérents, et un grand nombre d'étamines. L'ovaire, qui dans les autres genres avait de nombreuses loges, peut ici avoir moins de carpelles que de pétales. Hillebrand a décrit un *Tetraplasandra meiandra* à androcée isostémone. Cette espèce, qui nous est inconnue, semble sortir de la définition du genre et doit probablement être reportée au genre *Reynoldsia*.

Anatomie. — Par sa structure le genre *Tetraplasandra* se distingue aisément des genres précédents.

Le pétiole de *T. Kauaiensis* (fig. 42), montrant extérieurement une série de cannelures longitudinales, a un épiderme pourvu d'une cuticule épaisse, et surmonté de nombreux poils courts, souvent rameux et contournés, avec une membrane très épaisse. Le collenchyme puissant, formé d'éléments à parois extrême-

1. A. Gray (1854), I, p. 727, t. XCIV.

ment épaissies, possède des canaux sécréteurs. Ce collenchyme manque sous les sillons du pétiole; les poils sont beaucoup plus nombreux et serrés à l'intérieur de ces sillons où sont localisés les stomates. Le parenchyme sous-jacent au collenchyme forme une mince couche pourvue de grands canaux sécréteurs. Sous l'écorce, on trouve un cercle très régulier de faisceaux libéroligneux contigus, très souvent confluents par leur liber. Ces faisceaux sont recouverts d'arcs fibreux péricycliques. La moelle, bien développée, possède de grands et nombreux canaux sécréteurs ainsi que des faisceaux libéroligneux épars, sans aucune orientation.

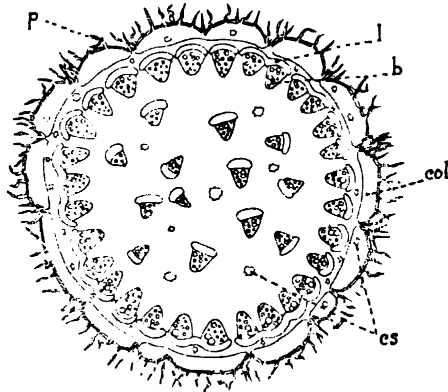


Fig. 42. — Schéma de la structure du pétiole du *Tetraplasandra Kawaiensis*. — *p*, poils; *l*, fibres péricycliques; *b*, faisceaux libéroligneux; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs.

Le pétiole du *Tetraplasandra paucidens* montre la même disposition des faisceaux libéroligneux; l'anneau extérieur développe ici d'abondantes formations secondaires. La moelle ne présente qu'un nombre restreint de canaux sécréteurs périphériques. Le collenchyme, plus mince que dans l'espèce précédente, forme une couche continue, et l'épiderme est dépourvu de poils.

Genre Reynoldsia[1].

Ce genre, comme le précédent, comprend des plantes à feuilles composées-imparipennées, mais les fleurs à 8-10 pétales ont ici un androcée isostémone; l'ovaire possède, dans le *R. pleiosperma* et dans le *R. verrucosa*, un nombre de carpelles supérieur aux pièces du périanthe. Par ses autres caractères, pédoncule floral non articulé, albumen non ruminé, le genre *Reynoldsia* se rattache aux précédents.

1. A. Gray (1854), p. 723, t. 1892-1893.

Genre Pterotropia[1].

Ce genre nous ramène aux Araliacées normales avec androcée isostémone et ovaire 2-5-loculaire. Il comprend des arbres à feuilles composées-pennées, et folioles ordinairement velues. Les fleurs, non articulées, ont un calice légèrement développé, une corolle à 5-7-9 pétales, épais, valvaires, et des anthères ovoïdes insérées sur un filet court. L'ovaire, surmonté d'un disque convexe avec stigmates sessiles, est à 2 ou 5 loges. Cet ovaire n'est jamais complètement infère, et même chez le *Pterotropia gymnocarpa*, il est *supère*. Les drupes succulentes ont un noyau mince, contenant des graines à albumen non ruminé.

Pour Hillebrand, les *Pterotropia* sont affines avec les plantes précédentes, et on doit les considérer comme faisant partie d'une même série morphologique. Nous aurions été heureux de pouvoir étudier en détail ce genre curieux, et nous n'avons pu malheureusement examiner que l'espèce la plus normale : le *P. dipyrena*.

Anatomie. — Le pétiole du *P. dipyrena* a, sous l'épiderme glabre, une forte couche collenchymateuse formée d'éléments à parois très épaisses et présentant des canaux sécréteurs petits et rares. Le parenchyme sous-jacent contient des canaux nombreux et à grand diamètre rangés sur un même cercle. Sous une couche continue et mince de fibres péricycliques lignifiées. on trouve quelques faisceaux libéroligneux espacés et séparés par des cellules à parois lignifiées. Le parenchyme médullaire montre un ou deux grands faisceaux libéroligneux et quatre ou cinq grands canaux sécréteurs.

Le limbe mince est pourtant pourvu d'un exoderme différencié ; la nervure médiane, à peine saillante, présente quelques faisceaux libéroligneux distincts et un grand nombre de canaux sécréteurs.

Le *P. dipyrena* par sa structure est donc une vraie Araliacée ; il reste à savoir si le genre est aussi homogène que le prétend

1. Hillebrand (1888), p. 149.

Hillebrand, et si les deux espèces *P. Kauaiensis* et *P. gymnocarpa* ont une structure voisine.

Ce genre et les deux précédents forment un ensemble bien naturel.

Genre Gastonia[1].

Ce genre, comme le précédent, a un androcée isostémone; si nous le plaçons dans cette tribu, c'est à cause de ses fleurs non articulées avec 10-15 pétales, et le même nombre d'étamines et de carpelles et à cause de ses feuilles composées-imparipennées. Les styles sont allongés et libres sur la plus grande partie de leur longueur. Les drupes, à noyaux durs, renferment des graines à albumen non ruminé.

Ce genre se rattache étroitement au genre *Polyscias*; il comprend un petit nombre d'espèces : *G. cutispongia*, *G. emirnensis*, *G. duplicata*, *G. papuana*, *G. revoluta* (Drake) Harms, et *G. eupteronoides*. Nous en retirons définitivement le *G. Heptapleurum* de Baillon qui est un *Schefflera* (*Schefflera Bailloni* R. Vig.) et nous y ajoutons le *Polyscias amplifolia* (Baker) Harms, qui devient le *Gastonia amplifolia* R. Vig.

Le *G. revoluta* Harms se sépare des autres espèces du genre par ses fleurs.

Anatomie. — Rien de remarquable n'est à signaler dans la structure de ce genre. L'étude du pétiole du *G. amplifolia* (dont les fleurs ne présentent pourtant pas trace d'articulation) montre les étroites affinités de ce genre avec les *Polyscias*. On trouve en effet sous une mince couche périphérique, collenchymateuse dans sa zone externe et possédant des canaux sécréteurs, un anneau libéroligneux ininterrompu, pourvu de formations secondaires et recouvert d'une couche fibreuse péricyclique également ininterrompue.

La moelle, bien développée, a, vers la périphérie, un cercle de grands canaux sécréteurs entourés d'une gaine différenciée. Elle présente de nombreux faisceaux à bois très développé débordant latéralement le liber qui est parfois complètement

1. Commerson, ex-Lamarck, *Encyclop.*, II, p. 610, 1786.

entouré par le bois. Entre ces faisceaux, d'orientation très variable, on peut trouver d'autres grands canaux sécréteurs.

Le limbe présente, dans toutes les espèces, des faisceaux et canaux épars dans la nervure médiane.

En résumé, le genre *Gastonia* est intimement lié au genre *Polyscias*, à fleurs articulées. Il se rattache aux genres précédents et doit être placé à la limite des Plérandrinées et des Polysciinées; il mériterait peut-être davantage d'être placé parmi les Polysciinées malgré la non-articulation de la fleur. Nous sommes amenés insensiblement, par le genre *Reynoldsia*, à ce type isostémone et isocarpellé, pourvu de feuilles composées-imparipennées et de fleurs inarticulées. Pourtant l'organisation florale, notamment les styles et stigmates qui sont ceux des *Polyscias*, éloigne les *Gastonia* des précédents.

Genre Sciadodendron[1].

Nous plaçons, avec un point de doute, à la suite des plantes de cette tribu le *Sciadodendron excelsum* de Grisebach qui a, en effet, des feuilles doublement composées-imparipennées et des fleurs régulièrement 10-12-mères jusque dans l'ovaire. Cette espèce, à port de *Caryota*, s'éloigne pourtant des plantes étudiées jusqu'ici par ses pétales qui sont, paraît-il, imbriqués dans le bouton.

De même que le *Gastonia* relie les *Polyscias* aux autres *Plérandrées*, le *Sciadodendron* constitue un lien rapprochant les *Araliées* des *Plérandrées* par l'intermédiaire du *Pentapanax Warmingianus*.

Répartition géographique.

Le *Tupidanthus*, fréquemment cultivé pour son beau feuillage (sous le nom de *Sciadophyllum pulchrum* ou *S. pulchellum*), est une espèce des forêts de l'Inde.

Les *Plerandra* habitent les îles Fiji, et le *Plerandropsis Bonii* a été récolté au Tonkin.

Les *Tetraplasandra*, de même que les *Pterotropia* sont origi-

1. Grisebach (1858).

naires des îles Hawaï, à l'exception du *T. paucidens* de la Nouvelle-Guinée, et du *T. Koordersii* des Célèbes.

L'*Octotheca plerandroides* habite la Nouvelle-Calédonie.

On a récolté des *Reynoldsia* aux Hawaï, à Samoa et à Tahiti.

Enfin les *Gastonia* sont des plantes de l'Afrique australe (Maurice, Madagascar).

Le *Sciadodendron excelsum* provient de l'isthme de Panama.

Résumé.

On peut de suite distinguer deux groupes dans les *Plérandrinées*. 1° Les *Plérandrées* sont des plantes qui se distinguent des autres *Araliacées* par leur androcée comprenant un nombre indéterminé d'étamines (toujours supérieur à celui des pétales) et un grand nombre de carpelles. Elles ont en outre des fleurs en ombelles, non articulées, des graines à albumen non ruminé. Les Plérandrées comprennent les genres suivants :

A. Feuilles composées-palmées.
  a. Étamines à 4 sacs polliniques.
    1. Étamines et carpelles en nombre indéterminé... *Tupidanthus*.
    2. 5 pétales, 15 à ∞ étamines, 5 à 20 carpelles..... *Plerandra*.
  b. Étamines à 8 sacs polliniques.
    15 pétales, 15 étamines, 15 carpelles............... *Octotheca* nov. gen.
B. Feuilles palmatilobées.
    10 pétales, 8 étamines, 10 carpelles.............. *Plerandropsis* nov. gen.
C. Feuilles composées-pennées.
    5-8 pétales ; deux à huit fois plus d'étamines que de pétales. 3 à 13 carpelles........................ *Tetraplasandra*.

2° Les *Reynoldsiées* : Ce deuxième groupe comprendra des plantes reliant les Plérandrées aux Araliacées normales et particulièrement aux *Polysciinées*.

Nous rangerons dans les *Reynoldsiées* toutes les Araliacées à fleurs en ombelles, non articulées, d'un type généralement supérieur au type 5 dont les feuilles sont composées-pennées et l'albumen non ruminé. Cette sous-tribu se divise comme suit :

A. Pétales imbriqués.
  Fleurs régulièrement 10-12-mères. Feuilles doublement composées-pennées.................................. *Sciadodendron*.

B. Pétales valvaires.
- *a.* Ovaire infère.
  1. Fleurs 8-10-mères avec plus de carpelles que de pétales. Stigmates sessiles (Océanie)............ *Reynoldsia.*
  2. Fleurs régulièrement 10-15-mères. Styles allongés, en partie libres (Afrique australe).............. *Gastonia.*
- *b.* Ovaire semi-infère ou supère.
  5 à 9 pétales; ovaire 2-5-loculaire. Stigmates sessiles (Hawaï)................................ *Pterotropia.*

Le groupe des *Reynoldsiées* pourrait être détaché des *Plérandrinées* et constituer une série analogue à celle des *Polysciinées*, différant de cette dernière par ses fleurs *non articulées* sur le pédoncule floral.

7. — MÉRYTINÉES.

Genre Meryta [1].

Ce genre comprend un certain nombre de plantes qui se séparent, par leur organisation florale aussi bien que par leur port, des autres Araliacées. Ce sont des arbres dioïques : les fleurs mâles ou femelles sont réunies en capitules formant eux-mêmes des panicules plus ou moins amples. Les fleurs mâles forment des capitules serrés, multiflores, tantôt sessiles à l'aisselle d'une grande bractée, tantôt longuement pédonculés. Le périanthe est formé d'un seul verticille comprenant trois ou quatre pièces, rarement plus. Ce périanthe doit être considéré comme une corolle, car ses pièces, à préfloraison valvaire, ont la forme et la structure de pétales et les étamines alternent régulièrement avec elles. Nous nous rangerons donc à l'avis de Baillon et de Harms, en disant que le calice est complètement avorté. Les fleurs étant extrêmement petites, on comprend l'erreur de Seemann qui décrivait les étamines comme opposées aux pièces du périanthe qu'il considérait comme un calice. Les étamines ont un filet long, s'insérant dorsalement sur une petite anthère introrse, globuleuse. Les fleurs femelles sont décrites comme étant dépourvues de sépales ; nous regrettons de n'avoir pu examiner toutes les espèces, mais chez certaines, les sépales forment de petites dents aiguës, plus développées

1. Forster (1766).

que chez beaucoup d'autres Araliacées (*M. Pachycarpa*, *M. Balansæ*, par exemple). Les pétales sont charnus, généralement très larges, à préfloraison valvaire. L'androcée comprend un verticille de petites étamines, peu développées, rudimentaires; enfin l'ovaire est formé d'un nombre variable de carpelles surmonté de styles divergents en roue, portant latéralement de nombreuses papilles stigmatiques et contenant dans chaque loge l'ovule, pendant, à raphé ventral, qui existe chez toutes les Araliacées.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige jeune du *Meryta Sinclairii* possède une écorce épaisse dans laquelle le collenchyme forme une mince couche extérieure, riche en mâcles, peu différenciée. Des canaux sécréteurs sont épars dans cette écorce, jusque dans le collenchyme où leur taille est très réduite. La stèle n'offre rien de particulier, ni d'anormal; la moelle présente un petit nombre de canaux sécréteurs. La structure de la tige est identique chez *Meryta sonchifolia*. Chez *Meryta coriacea*, la différenciation de l'écorce en deux couches n'existe plus; toutes les cellules corticales sont semblables avec des parois également épaissies ; le péricycle se différencie tardivement en îlots fibreux peu nombreux et irréguliers. Le liber secondaire contient des canaux sécréteurs; le bois secondaire est très riche en fibres à lumière extrêmement réduite ; les vaisseaux sont peu nombreux et les rayons très étroits. La moelle présente des canaux épars.

2° *Feuille :* Les feuilles des *Meryta* présentent des particularités qui les distinguent de celles de toutes les autres Araliacées. Ces feuilles sont alternes, simples, penninerves ; elles sont de grande taille, généralement beaucoup plus longues que larges, entières, rarement lobées (*Meryta sonchifolia*), pétiolées.

Le pétiole et les nervures sont mouchetés de nombreuses petites taches vertes, allongées parallèlement à la nervure. Enfin, la nervure principale et, parfois, les fortes nervures secondaires, forment de gros renflements allongés, ovoïdes, qui peuvent atteindre dans leur partie médiane un diamètre double ou triple de celui de la nervure. Ces renflements se trouvent généralement tout contre le sommet de l'angle formé par l'anastomose d'une nervure latérale avec la nervure médiane.

Le pétiole et la nervure médiane ont la même structure : chez *Meryta Sinclairii*, le pétiole grêle présente, sous un épiderme à cuticule épaisse, un collenchyme comprenant une dizaine d'assises de cellules à lumière petite et parois épaisses. Ce collenchyme possède, au voisinage de l'épiderme (généralement dans la deuxième assise de cellules), des éléments dont les dimensions sont doubles ou triples de celles des éléments voisins; ces cellules ont des parois minces et contiennent une mâcle en oursin d'oxalate de chaux. Il existe en outre, au milieu de ce collenchyme, de petits canaux sécréteurs bordés par 6 cellules.

Sous la couche précédente, et présentant la même épaisseur, se trouve une couche parenchymateuse avec canaux sécréteurs et mâcles d'oxalate de chaux.

On trouve sous l'écorce un cercle de faisceaux libéroligneux distincts, à l'intérieur duquel se trouvent d'autres faisceaux d'orientation très variable. Le cercle externe est formé de faisceaux dont l'orientation et la structure sont normales. Ces faisceaux sont distincts, séparés par de larges rayons parenchymateux et recouverts extérieurement par une mince couche péricyclique lignifiée. La position des canaux sécréteurs est indépendante de celle des faisceaux; ils se trouvent dans les rayons, dans l'écorce, et dans la moelle. Les canaux situés au voisinage des faisceaux centraux ont un diamètre plus grand.

Chez *Meryta Denhami* l'épiderme, à cuticule très épaisse, a des parois épaissies latéralement. Le collenchyme a des cellules inégalement| épaisses et présente de petits canaux sécréteurs et quelques mâcles; la couche parenchymateuse a de grands canaux sécréteurs et est riche en mâcles.

Les faisceaux libéroligneux affectent la même disposition que dans l'espèce précédente ; les faisceaux du cercle extérieur sont inégaux, contigus, recouverts de fibres.

La structure, dans le *M. sonchifolia* (fig. 43) est très voisine de celle des précédents.

Chez *M. Balansæ* le collenchyme est peu net, et les faisceaux du cercle extérieur largement séparés.

Le *M. pachycarpa*, le *M. coriacea*, diffèrent des précédents par des caractères peu appréciables : dans le premier le collenchyme a des cellules régulières, également épaissies, allongées

tangentiellement ; dans le deuxième, les canaux sécréteurs sont peut-être plus nombreux que dans les autres espèces.

Quelle est la nature des nombreuses petites taches vertes qui s'observent sur le pétiole et les nervures?

Il est facile de constater que le collenchyme s'interrompt par places, et est remplacé par des cellules à parois minces, à méats,

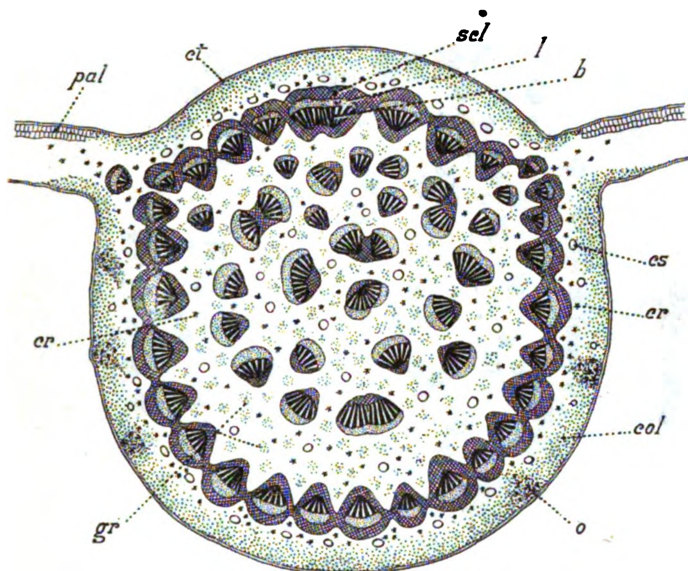


Fig. 43. — Schéma d'une coupe transversale de la nervure principale d'une feuille de *Meryta sonchifolia*. — *pal*, parenchyme palissadique; *ct*, cuticule; *scl*, fibres péricycliques; *l*, liber; *b*, bois; *cs*, canaux sécréteurs; *cr*, mâcles; *col*, collenchyme; *o*, interruptions de la couche collenchymateuse; *gr*, grains d'amidon.

possédant un contenu abondant, riches en chlorophylle; les stomates se trouvent localisés dans l'épiderme vis-à-vis de ces défauts du collenchyme.

Ces petites taches vertes ne constituent pas des formations anormales; elles sont seulement remarquables par leur abondance et leurs grandes dimensions. Chez les autres Araliacées les interruptions dans le collenchyme sont plus rares et extrêmement petites.

Examinons maintenant la nature des renflements des nervures. Ces organes ont été simplement signalés, sans qu'on ait donné aucune indication sur leur rôle. On a parlé parfois d'eux comme « d'articulations », le sens de cette dénomination nous échappe.

Pancher, dans une indication manuscrite, mentionne que ces renflements s'affaissent et se rident par la dessiccation.

Nous avons fait plusieurs séries de coupes de renflements, notamment dans *M. sonchifolia* (fig. 44) et dans *M. Denhami*.

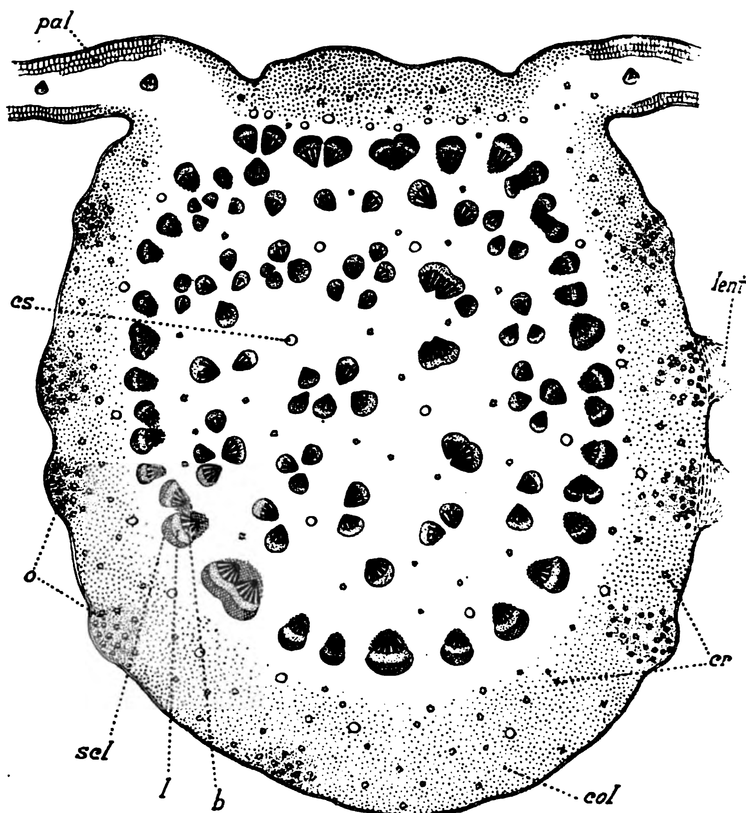
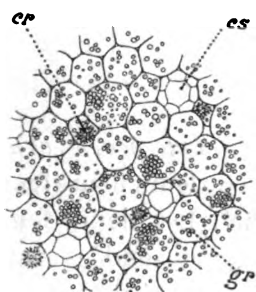


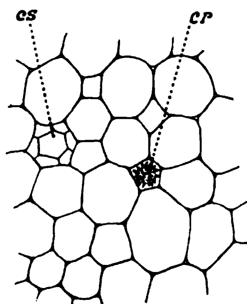
Fig. 44. — Coupe transversale d'un renflement de la nervure médiane du limbe de *Meryta sonchifolia*. — Mêmes lettres que dans la figure précédente. — *lent*, lenticelles ; on voit que les lenticelles se forment vis-à-vis des interruptions de la couche collenchymateuse.

L'épaisseur du renflement est due au développement du tissu parenchymateux : si, partant de la nervure au-dessus du sommet d'un renflement, on examine une série de coupes jusque dans la région médiane du renflement, on peut faire les remarques suivantes : le collenchyme se modifie peu, tandis que le tissu sous-jacent prend une épaisseur plus considérable ; les faisceaux du cercle extérieur s'écartent peu à peu quand ils étaient contigus et finissent par être séparés par de larges

bandes de tissu parenchymateux ; le parenchyme central prend un grand développement tandis que les faisceaux centraux semblent se séparer et s'y ramifier — Aucune modification ne s'observe dans l'appareil sécréteur.

Les cellules parenchymateuses qui, dans la nervure, ont un protoplasma abondant et de nombreuses réserves (fig. 45), sont très différentes dans le renflement ; elles ont en effet, dans toute la partie renflée, des parois extrêmement minces (fig. 46) et ne possèdent pas trace de réserves ; elles présentent, en un mot, tous les caractères de cellules aquifères. Les renflements





Meryta sonchifolia.

Fig. 45. — Cellules du parenchyme dans la région non renflée d'une nervure.

Fig. 46. — Cellules du parenchyme dans un renflement.

cr, mâcles ; *cs*, canaux sécréteurs ; *gr*, amidon.

des nervures doivent donc très probablement être considérés comme des organes de réserve d'eau.

Les *renflements aquifères* existent dans un grand nombre d'espèces : *M. sonchifolia* Lind., *M. Denhami* Seem., *M. lanceolata* Forst., *M. mauruensis* Nadeaud, *M. Drakeana* Nadeaud, *M. macrophylla* Seem., etc.

L'étude de ce genre aurait besoin d'être reprise en détails, car certaines espèces ne sont connues que par la forme de leurs feuilles ; les fleurs sont généralement très incomplètement décrites.

Le *Meryta coriacea* se distingue de toutes les autres espèces par ses capitules ♂ longuement pédonculés, à l'aisselle d'une petite bractée, et par ses fleurs femelles tétramères ; peut-être doit-on le considérer comme formant une section spéciale du genre, toutes les autres espèces ayant des capitules mâles sessiles.

Parmi les autres espèces il faut distinguer les *Meryta Balansæ*

et *Meryta pachycarpa* chez lesquels le calice est nettement développé au-dessus de l'ovaire dans les fleurs femelles.

Le *Meryta Oxylæna*, dont la fleur femelle est inconnue, se distingue par des capitules mâles naissant à l'aisselle de grandes bractées très rapprochées, plus ou moins imbriquées.

Les autres espèces: *Meryta angustifolia* Forster, *Meryta colorata* Bailey, *Meryta Drakeana* Nadeaud, *Meryta latifolia* Forster, *Meryta mauruensis* Nadeaud, *Meryta pallens* Baillon. *Meryta Sennftiana* Volkens, *Meryta Sinclairii* Seem., *Meryta sonchifolia* Lind., etc., se distinguent surtout d'après la forme de leurs feuilles et le nombre des loges de leur ovaire.

Genre **Strobilopanax** gen. nov.

Sous ce nom nous désignons les *Meryta macrocarpa et macrocephala* de Baillon qui, par l'organisation de leurs fleurs femelles, méritent de constituer un genre à part. Les fleurs femelles. disposées en capitules, sont complètement soudées par leur ovaire. Ces fleurs sont dépourvues totalement de calice, elles présentent de petits pétales avec lesquels alternent de petites étamines rudimentaires. L'ovaire comprend 8 carpelles surmontés de styles épais, divergents. A la maturité, les fruits forment de grosses masses dont l'ensemble rappelle des fruits de Conifères ou d'Artocarpées. A la surface de ces masses, dans le *S. macrocarpus*, on remarque de petits polygones qui limitent les différents fruits et au milieu desquels se trouvent des styles persistants. Chez le *M. macrocephalus*, les limites des différents fruits sont à peine visibles et les styles se dessèchent peu à peu [1].

Cette structure si spéciale des capitules et des fruits sépare nettement ces deux espèces des précédentes et justifie l'autonomie de ce genre *Strobilopanax*.

Anatomie. — Par son anatomie, ce genre se rattache étroitement au précédent. Les feuilles grandes, alternes, ont, comme celles des *Meryta*, des renflements aquifères. Les faisceaux affectent la même disposition, mais sont assez réduits et entourés complètement d'un épais manchon fibreux.

1. Ces différences proviennent peut-être de la mauvaise conservation des échantillons.

Genre Schizomeryta gen. nov.

Le *Meryta Schizolæna* de Baillon mérite, par ses inflorescences, d'être distingué comme type générique. Les feuilles simples, grandes, alternes sont en tout semblables à celles des *Meryta*. Mais les inflorescences forment de petits épis isolés à l'aisselle des feuilles terminant les rameaux. Les axes d'inflorescence ont 5 à 6 centimètres de long ; de grandes bractées, ovales, acuminées, coriaces, disposées en spirale, s'insèrent sur cet axe ; elles sont très nombreuses et se recouvrent les unes les autres. A l'aisselle de ces grandes bractées, on trouve une petite masse ovoïde dont la nature échappe tout d'abord, car cette masse est entièrement recouverte par des bractées. En disséquant avec soin un de ces petits corps ovoïdes, on constate tout d'abord la présence de nombreuses bractées stériles, imbriquées, insérées en spirale. Ces bractées, très membraneuses, sont longues, étroites, acuminées, denticulées. Après avoir détaché un grand nombre de bractées stériles, on finit par détacher des bractées identiques aux précédentes mais ayant à leur aisselle une fleur extrêmement petite, ne dépassant pas un demi-millimètre de diamètre. Cette fleur possède seulement 3 pétales à préfloraison valvaire et 3 étamines.

Cette disposition très spéciale rappelle celle que nous avons déjà rencontrée dans le genre *Harmsiopanax*.

Répartition géographique.

Les genres *Strobilopanax*, *Schizomeryta* et la plupart des espèces de *Meryta* sont propres à la Nouvelle-Calédonie. Le *Meryta Denhami* est localisé à l'île des Pins. On a trouvé aux îles Norfolk les *Meryta angustifolia* et *latifolia;* à la Nouvelle-Zélande le *M. Sinclairii;* à Tahiti les *M. macrophylla*, *Drakeana*, *mauruensis;* à l'île de Yap le *M. Sennftiana;* en Nouvelle-Guinée le *M. colorata;* dans l'archipel Cook, le *M. pauciflora*.

Résumé.

En résumé, la tribu des Mérytinées comprend des arbres ou arbustes à tige simple ou peu ramifiée, à feuilles simples,

alternes, et à fleurs unisexuées, en capitules. Les fleurs ♂ sont toujours dépourvues de calice ; les fleurs ♀ ont un ovaire multiloculaire avec des styles divergents, et ont rarement leur calice développé au-dessus de l'ovaire.

Ces plantes ont des caractères anatomiques qui les séparent des autres Araliacées ; elles sont remarquables : 1° par la présence, sur les nervures, à la face inférieure des feuilles, de renflements ovoïdes. Ces renflements sont des réservoirs aquifères ; ils ne peuvent s'observer que sur les plantes vivantes, car ils sont affaissés et méconnaissables dans les échantillons d'herbier ; 2° par la présence, sur le pétiole et sur les nervures, de nombreuses petites taches vertes ; ces taches sont dues à l'interruption de la couche collenchymateuse sous-épidermique qui se trouve remplacée par des cellules parenchymateuses bourrées de chlorophylle ; les stomates se trouvent localisés vis-à-vis de ces cellules. Ces interruptions de la couche collenchymateuse existent chez toutes les Araliacées ; mais elles sont remarquables, ici, par leur nombre et par leurs dimensions.

La tige des *Mérytinées* est normale : le collenchyme y est souvent peu différencié et présente des canaux sécréteurs ; la moelle possède également des canaux sécréteurs épars.

Le pétiole est caractérisé par la présence de canaux sécréteurs dans le collenchyme ; il présente un cercle de faisceaux libéroligneux normaux, contigus ou non, et dépourvus de formations secondaires ; à l'intérieur de ce cercle se trouvent de nombreux faisceaux diversement orientés et des canaux sécréteurs.

Ce type de pétiole est voisin de celui des *Polyscias* et genres voisins, mais il en diffère par la présence de canaux sécréteurs dans le collenchyme, par l'épaisseur de ce dernier et du parenchyme sous-jacent, ainsi que par l'absence de formations secondaires dans les faisceaux.

On peut distinguer trois genres dans cette tribu :

Fleurs mâles en capitules ; fleurs femelles distinctes, parfois légèrement soudées vers leur base........................ *Meryta* Forster.
Fleurs mâles situées à l'aisselle de grandes bractées......... *Schizomeryta* nov. gen.
Fleurs femelles complètement soudées par leur ovaire...... *Strobilopanax* nov. gen.

8. — MACKINLAYINÉES

Mackinlaya. — *Anomopanax.* — *Pseudosciadium.* — *Apiopetalum.*

Genre Mackinlaya.

Le *Mackinlaya macrosciadea* (F. v. Mueller 1864) a des fleurs pentamères, non articulées, caractérisées principalement par des pétales à préfloraison valvaire, qui au lieu d'être largement insérés sur l'ovaire, sont amincis et *rétrécis en onglet* vers la base, comme les pétales des fleurs d'Ombellifères ; l'androcée est isostémone ; l'ovaire est biloculaire, surmonté de deux styles complètement libres. Les drupes, plates, à noyaux plus ou moins cartilagineux, contiennent des graines à albumen non ruminé. C'est un petit arbre glabre, à feuilles alternes composées-palmées.

Anatomie. — 1° *Tige :* Nous n'avons pu étudier qu'une région tout à fait terminale, la tige a pourtant déjà presque 15 millimètres de diamètre. L'écorce est épaisse avec nombreuses mâcles d'oxalate de calcium périphériques et petits canaux sécréteurs. Le péricycle a déjà des arcs fibreux très épais qui sont indiqués ; les cellules de ces arcs sont simplement différentes de leurs voisines, mais non encore épaissies ni lignifiées. De nombreux faisceaux libéroligneux sont déjà différenciés, séparés par des rayons parenchymateux possédant parfois de petits canaux sécréteurs. On trouve dans la moelle, qui est très large, quelques petits canaux ; la moelle a des cellules à parois très minces.

2° *Feuille :* Le pétiole (fig. 47) peut atteindre un grand développement, 0m,50 de long ; il est, à sa partie supérieure, renflé en une tête épaisse présentant cinq dépressions où s'articulent cinq folioles simples, acuminées, avec un pétiolule ayant 4 centimètres de long ou plus.

Sous un collenchyme assez épais et un parenchyme pourvu de petits canaux sécréteurs, le pétiole possède un cercle de faisceaux libéroligneux inégaux, très rapprochés, presque contigus avec arcs fibreux extralibériens et intraligneux.

On trouve à l'intérieur de ce cercle, dans un parenchyme possédant de petits canaux sécréteurs, des faisceaux généralement inverses quoique assez irrégulièrement orientés, les uns presque contigus par leur bois avec les faisceaux externes, les autres un peu plus profondément situés. Le parenchyme central. formé de cellules à parois très minces, devient lacuneux.

La disposition des faisceaux est un peu modifiée sous la

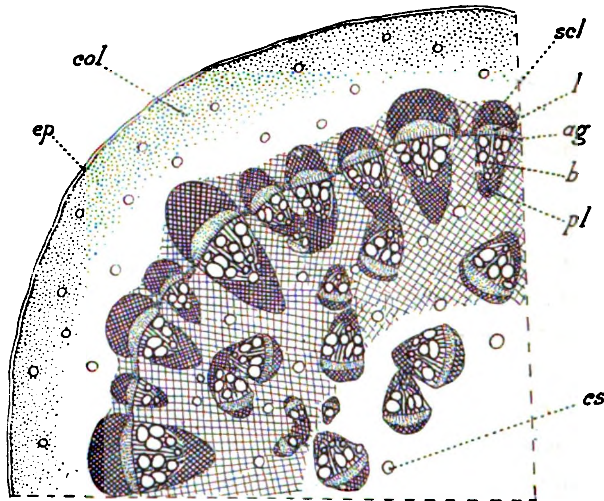


Fig. 47. — Pétiole du *Mackinlaya macrosciadea*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme: *scl*, sclérenchyme; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *pl*, fibres intraligneuses: *cs*, canaux sécréteurs.

masse renflée où viennent s'articuler les folioles, en ce sens que le cercle externe est quelque peu dissocié.

La même organisation s'observe dans le pétiolule qui est nettement symétrique par rapport à un plan; il y a de nombreux faisceaux très serrés, presque en contact, dont l'ensemble dessine un Ω.

Le limbe, sous l'épiderme supérieur dépourvu de stomates. montre un exoderme collenchymateux qui comprend trois assises de grandes cellules, puis un parenchyme palissadique de deux assises, bourré de chlorophylle. Sous ce parenchyme se trouvent de petites cellules isodiamétriques, d'abord serrées, puis devenant de plus en plus lâches à mesure qu'on se rapproche de l'épiderme inférieur; ce dernier possède de nombreux stomates.

La nervure médiane, peu saillante sur la face supérieure, possède un collenchyme en continuité avec l'exoderme du limbe ; mais ce collenchyme est, dans son ensemble, beaucoup plus puissant et ses cellules polyédriques ont des parois beaucoup plus épaisses. Une couche de collenchyme s'étend également sous l'épiderme inférieur.

Cette nervure possède une symétrie bilatérale nette : on observe, au milieu d'un parenchyme formé de cellules polygonales à parois peu épaisses et ménageant entre elles de petits méats, quatre ou six groupes de faisceaux dont deux groupes plus petits dans le plan médian, l'un au voisinage de la face supérieure, l'autre, plus étendu, au voisinage de la face inférieure.

Ces groupes de faisceaux sont entourés d'une masse de cellules bien distinctes, très petites ; les faisceaux y affectent une disposition rayonnée, de sorte que chaque groupe ressemble, en section, à une coupe transversale de petite tige.

Il faut retenir, de la structure de ce genre, que le pétiole possède un cercle externe de faisceaux normaux contigus, et un certain nombre de faisceaux inverses assez irrégulièrement disposés à la périphérie du parenchyme central.

La structure du limbe, notamment celle de la nervure médiane, est également bien caractérisée, comme on vient de le voir.

Les arcs fibreux péricycliques de la tige sont très épais et se différencient très tôt. La moelle a de petits canaux sécréteurs épars.

Genre Anomopanax [1].

Ce genre, établi récemment par Harms, comprend des arbres à feuilles alternes, composées-digitées. Les fleurs, groupées en cymes, sont 5-6-mères et articulées sur le pédoncule floral. Le calice est développé au-dessus de l'ovaire sous forme de 6 sépales ovales ou lancéolés ; les pétales minces, à préflo-

1. Harms, *Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, sér. II, vol. IV, 1re part., p. 13.

raison valvaire, sont rétrécis en onglet à la base; l'androcée isostémone a des étamines dorsifixes, à anthères introrses, globuleuses; l'ovaire biloculaire, plan, porte deux styles libres.

Anatomie. — 1° *Tige:* La tige jeune de l'*Anomopanax celebicus* Harms, ne présente rien de bien spécial; l'écorce épaisse, avec

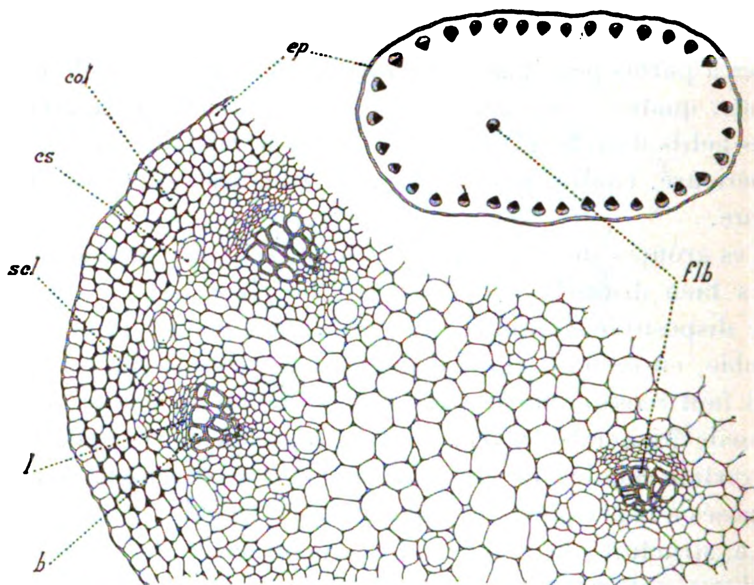


Fig. 48 et 49. — Pétiole de l'*Anomopanax celebicus.* — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *scl*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *flb*, faisceaux libéroligneux.

ses deux couches habituelles, montre des canaux sécréteurs irrégulièrement répartis; le péricycle différencie très tôt des arcs fibreux épais; les vaisseaux du bois, seuls lignifiés, sont séparés par des éléments restés parenchymateux. La moelle possède de petits canaux sécréteurs épars, comme on en trouve chez les *Pseudosciadium;* ses cellules sont quelque peu lignifiées.

2° *Feuille:* La structure du pétiole (fig. 48 et 49) va nous fournir des particularités utiles pour la classification. Le pétiole a des faisceaux relativement peu nombreux, égaux, isolés, situés presque directement sous l'épiderme (une couche collenchymateuse de 80 à 100 μ environ les en sépare). A l'inté-

rieur du cercle de faisceaux une moelle parenchymateuse très abondante, constituant à elle seule presque toute la masse du pétiole (soit 3 millimètres de long et 2 millimètres de large), offre quelques petits canaux sécréteurs, les uns épars, les autres situés contre la pointe de chaque faisceau. Presque au centre de cette moelle, on trouve un petit faisceau libéroligneux. Cette structure rappelle celle des *Pseudosciadium*.

Les *Anomopanax*, par leurs feuilles composées-palmées et leurs fleurs à pétales ongulés, se rapprochent des *Mackinlaya* : mais ils s'en séparent non seulement par leurs inflorescences, mais encore par leur structure. Au contraire, par leur tige pourvue de nombreux petits canaux sécréteurs épars, et par leur pétiole, ils se relient aux *Pseudociadium*.

Harms a décrit trois espèces d'*Anomopanax* : l'*A. celebicus*, l'*A. philippinensis*, et l'*A. Warburgii*.

Genre Pseudosciadium [1].

Le *Pseudosciadium Balansæ* est un petit arbuste à tige presque simple, portant des feuilles alternes composées-imparipennées, avec 11 à 15 folioles membraneuses, pétiolulées. Les fleurs sont groupées en grappes composées de petites ombelles. Le pédicelle floral est nettement articulé, mais l'articulation se trouve assez loin de la base de l'ovaire. Ces fleurs sont pentamères, les sépales sont arrondis-acuminés, assez développés. Les pétales blanchâtres, à préfloraison valvaire, sont atténués vers la base, très semblables à ceux des Ombellifères, avec une crête médiane sur leur face interne. L'androcée est isostémone ; l'ovaire est biloculaire, surmonté de deux styles libres, légèrement genouillés, assez semblables à ceux des *Myodocarpus*.

Anatomie. — 1° *Tige :* Toute l'écorce est formée de grandes cellules à parois épaisses, collenchymateuses. Un grand nombre de cellules présentent des cristaux d'oxalate de calcium ; ces cristaux affectent la forme d'octaèdres et sont très rarement mâclés. Des canaux sécréteurs sont irrégulièrement répartis

1. Baillon (1879, *a*).

dans toute cette écorce. Le péricycle différencie de bonne heure de petits îlots fibreux remarquables par l'extrême épaisseur des membranes, la lumière des cellules étant à peine visible. Le bois secondaire possède des vaisseaux nombreux, mais presque tous isolés (diamètre moyen 20 μ); les fibres, abondantes, ont des parois extrêmement épaisses. La moelle a de grandes cellules lignifiées et possède des canaux sécréteurs

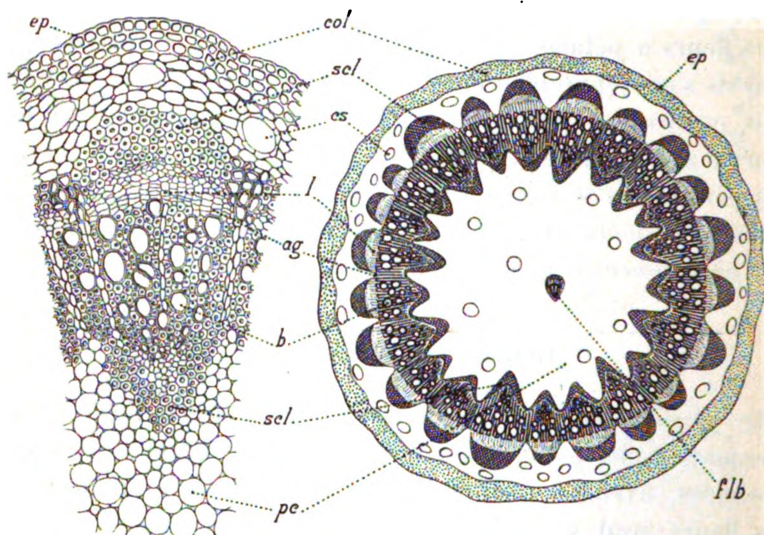


Fig. 50 et 51. — Pétiole du *Pseudosciadium Balansæ*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme; *scl*, sclérenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *l*, liber; *ag*, assise génératrice; *b*, bois; *pc*, moelle.

épars dont la lumière (de 20 à 30 μ) égale tout au plus le diamètre des cellules voisines.

2° *Feuille :* Une coupe transversale du pétiole (fig. 50-51) pourrait facilement être prise pour une coupe de tige, car, sous le collenchyme peu épais, on trouve un grand nombre de faisceaux libéroligneux disposés côte à côte en un anneau complet, et pourvu de quelques formations secondaires, ainsi qu'en témoigne l'alignement radial des éléments. Ces faisceaux sont recouverts d'un côté par un arc fibreux péricyclique semi-circulaire, de l'autre côté par un arc fibreux périmédullaire qui pénètre en coin dans la moelle. Cette moelle possède un cercle de canaux sécréteurs périphériques, et un petit faisceau isolé comme nous en avons vu dans les *Anomopanax*.

Les folioles membraneuses ont un pétiolule nettement bilatéral et possédant des faisceaux distincts. Le limbe (fig. 52) dorsiventral n'a pas d'exoderme différencié; le tissu palissadique est réduit à une petite assise. La nervure médiane est à peine saillante sur les deux faces; sous l'épiderme inférieur il y a du collenchyme, puis une large bande de sclérenchyme. Ce sclérenchyme péricyclique est superposé à un arc libéroligneux. En dehors de cet arc, on trouve sur la face ventrale deux « faisceaux rayonnés » entourés chacun par un anneau scléreux péricyclique et en contact dans le plan de symétrie de la nervure. On trouve en outre dans cette nervure des canaux sécréteurs sous le collenchyme, dans le liber des faisceaux, et aussi un canal dans l'axe de la nervure entre l'arc vasculaire et les deux faisceaux rayonnés.

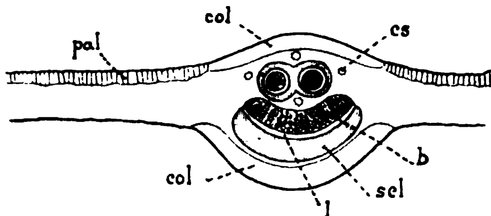


Fig. 52. — Limbe du *Pseudosciadium Balansæ*. — *pal*, tissu palissadique; *col*, collenchyme; *cs*, canaux sécréteurs; *b*, bois; *scl*, péricycle; *l*, liber.

Ce genre, dont le fruit est inconnu malheureusement, se rapproche des *Myodocarpus* et des *Delarbrea* par son organisation florale. Mais, d'autre part, il se rattache aux *Anomopanax*, ayant comme eux des fleurs à pétales ongulés et possédant une structure de tige et de pétiole très voisine.

Genre Apiopetalum [1].

Les *Apiopetalum* diffèrent des plantes précédentes par leurs feuilles simples qui leur donnent un port très spécial [2]. Ces feuilles simples se distinguent par leur forme de celles de toutes les autres Araliacées; elles ont un limbe très coriace, velu (*A. velutinum*) ou glabre (*A. glabratum*), obovale, doucement atténué vers la base en un long pétiole. L'inflorescence forme une ombelle composée à l'extrémité d'un axe assez long; les fleurs,

1. Baillon (1879, *a*).
2. Le port de l'*A. velutinum* rappelle, d'après Baillon, celui de *Broussaisia*, de diverses Gesnériacées, etc.

non articulées, pentamères, ont des pétales ongulés, un androcée isostémone, un ovaire 2-4 loculaire surmonté d'un disque convexe et d'une colonne formée par les styles soudés. Le fruit mûr n'est pas connu[1].

Anatomie. — 1° *Tige :* Les poils nombreux qui recouvrent la tige et quelquefois aussi les feuilles de cette plante sont différents des poils rameux qu'on a coutume de rencontrer chez les Araliacées ; ils sont simples, effilés, formés de 6-8 cellules disposées bout à bout, séparées par des cloisons obliques. Ils sont insérés par une base amincie sur un petit coussinet formé par la tige ; toutes les cellules constituant ces poils ont un contenu abondant avec probablement des grains de chlorophylle.

L'écorce a toutes ses cellules à peu près également épaissies ; le péricycle est pourvu d'arcs fibreux nombreux et très épais ; la moelle large contient de petits canaux sécréteurs.

2° *Feuille :* Une coupe transversale de pétiole montre, sous un collenchyme épais, un parenchyme présentant de grandes lacunes. Les faisceaux libéroligneux, très nombreux, sont recouverts d'arcs fibreux supralibériens et séparés les uns des autres par du parenchyme. Les plus externes sont disposés suivant un demi-cercle et ont une orientation normale ; vis-à-vis de ces faisceaux, et dans une même masse de cellules légèrement lignifiées, se trouvent des faisceaux inverses ; il y a ensuite jusqu'au centre des faisceaux ; l'orientation est très irrégulière ; on trouve parmi eux des faisceaux « rayonnés ».

La structure du limbe est intéressante ; il existe sur la face supérieure un exoderme collenchymateux qui est formé de 3 ou 4 assises de grandes cellules et dont l'épaisseur est à peu près le tiers de celle du limbe ; les cellules assimilatrices de la face supérieure forment un tissu palissadique mal différencié. Tous ces tissus se continuent presque sans modification au-dessus de la nervure médiane ; seules les cellules de l'exoderme sont plus petites et forment un collenchyme bien marqué, mais à peine saillant. La nervure médiane, extrêmement épaisse, semble accolée à la face inférieure du limbe : elle présente

1. Nous n'avons trouvé de fruits mûrs ni dans l'herbier du Muséum, ni dans les échantillons que nous a expédiés M. Le Rat.

de nombreux faisceaux disposés en quatre groupes dans un massif de cellules distinctes du parenchyme voisin et un collenchyme très épais.

Baillon, qui décrivit le genre, dit que le limbe est denté; l'expression est impropre dans le cas présent. Le limbe est entier, mais présente sur ses bords des petits mamelons saillants, arrondis qui sont certainement des organes particuliers. En faisant des coupes longitudinales et transversales de ces petits organes, on constate que dans le mamelon, beaucoup plus épais que les tissus voisins, vient se terminer un faisceau libéroligneux. Les vaisseaux du bois viennent s'épanouir au milieu de petites cellules bien différentes de leurs voisines. On se trouve en présence de stomates aquifères s'ouvrant sans doute sur le bord de la face supérieure du mamelon.

Ce genre compte deux espèces : *Apiopetalum velutinum* et *Apiopetalum glabratum*.

Tous les caractères de ce genre le séparent complètement des précédents.

Répartition géographique.

Le genre *Mackinlaya* est localisé en Australie; les *Pseudosciadium* et *Apiopetalum* sont néocalédoniens, le premier a été recueilli à l'embouchure du Dotio et le second au mont Mou.

Les *Anomopanax* sont des plantes malaises; l'*A. celebicus* provient de Minahassa (Célèbes), l'*A. Warburgii* a été récolté par Warburg entre Manipi et Leia dans les Célèbes australes; enfin l'*A. philippinensis* a été recueilli à Mindanao et à Davao dans les Philippines.

Résumé.

Les *Mackinlayinées* ont en commun les caractères suivants :

Fleurs 5-6-mères à *pétales rétrécis à la base*, *valvaires* dans le bouton, à *androcée isostémone; drupes à albumen non ruminé*. La tige a toujours une moelle pourvue de petits canaux épars, et des arcs péricycliques épais et nombreux. La structure du pétiole caractérise chaque genre.

Le genre *Apiopetalum* se sépare aisément, à cause de ses caractères particuliers, de toutes les Araliacées. Les *Mackinlaya*, outre les caractères tirés de la forme des pétales, ne peuvent être réunis aux Schefflérinées, puisqu'ils ont des fleurs articulées, ni aux Pseudopanacinées, à cause de leur structure. Les *Anomopanax*, si on ne tenait pas compte de la forme des pétales, pourraient être rapprochés des Pseudopanacinées, mais ils n'ont d'affinité étroite avec aucun genre de cette tribu. Les *Pseudosciadium* se rapprochent étroitement des *Myodocarpus* et vivent dans les mêmes régions ; leur fruit étant inconnu, il serait hasardeux de les mettre dans la tribu des *Myodocarpinées*, puisque, d'autre part, ils se rapprochent des genres précédents par leur organisation florale ou par leur structure.

On peut diviser les *Mackinlayinées* de la manière suivante :

A. Mackinlayées.

Pédoncule floral articulé. Ovaire dimère à disque plan et styles libres. Feuilles composées. Faisceaux disposés dans le pétiole en un seul cercle ou groupés vers la périphérie entourant un parenchyme central abondant.

1. Feuilles composées-palmées. Pétiole à plusieurs cercles de faisceaux. Fleurs en ombelles......... *Mackinlaya*.
2. Feuilles composées-palmées. Pétiole avec un cercle de faisceaux sous un collenchyme très mince. Fleurs en cymes, directement articulées sous l'ovaire. Styles droits......................... *Anomopanax*.
3. Feuilles composées-pennées. Pétiole avec un cercle de faisceaux; fleurs en ombelle; pédoncule floral articulé assez loin de la base de l'ovaire; styles genouillés................................ *Pseudosciadium*.

B. Apiopétalées.

Pédoncule floral non articulé. Ovaire 2 à 4-loculaire avec disque surélevé et styles soudés.

Feuilles simples, avec stomates aquifères périphériques saillants sur le bord du limbe. Faisceaux irrégulièrement répartis jusqu'au centre dans le pétiole..................................... *Apiopetalum*.

9. — PANACINÉES.

Genre Panax[1].

Par ses organes végétatifs, ce genre mérite une place à part dans la famille ; les *Panax* sont de petites herbes pourvues

1. Linné (1735).

d'un seul verticille de feuilles composées-palmées. Une ombelle, généralement solitaire, s'élève, sur un long pédoncule, du centre de la rosette de feuilles. Les fleurs, articulées, sont pentamères, avec un calice présentant de petites dents dépassant l'ovaire, une corolle à préfloraison imbriquée, un ovaire à 2-3 carpelles surmonté de styles libres. Les drupes, à endocarpe peu épais, ont des graines à albumen non ruminé.

Linné avait fait rentrer dans ce genre un arbre à feuilles alternes composées-pennées, à fleurs en panicules d'ombelles, à corolle valvaire dans le bouton : le *Panax fruticosum*. A la suite de cette espèce, les auteurs avaient rattaché au genre les plantes les plus variées.

Seemann et Harms ont défini nettement le genre *Panax*, en le limitant aux espèces possédant les caractères précis que nous venons d'énoncer. Le *Panax fruticosum* est devenu pour Seeman un *Nothopanax* et pour Harms un *Polyscias*.

Très semblables par leur appareil aérien, les *Panax* peuvent être ramenés à trois types, d'après la morphologie de leurs organes souterrains.

Le premier type est réalisé par le *P. trifolius*, espèce de petite taille, avec un verticille de trois feuilles généralement ; on trouve à la base de la tige, une racine fortement renflée, sphérique.

Le deuxième type comprend plusieurs espèces présentant une ou plusieurs racines tuberculeuses, très allongées, fusiformes.

Le troisième type est représenté par le *P. repens* Maxim.; la plante végète par un rhizome long et grêle ; chaque année le rhizome se relève, donne une tige aérienne, tandis qu'un bourgeon axillaire, se développant, donne un nouveau rhizome pour l'année suivante :

On peut donc distinguer trois sections très nettes dans le genre : *Sphæricæ*, *Fusiformes*, *Rhizomatæ*.

Dans la section *Fusiformes,* on distingue en général les espèces suivantes :

Panax Ginseng C.-A. Meyer, *P. quinquefolius* L., *P. pseudo-Ginseng* Benth., *P. bipinnatifidus* Seem.

De très nombreux travaux ont été publiés sur ces plantes,

car le *Gisneng*, plante de Corée, est, pour les Chinois, un remède précieux, auquel ils attachent une valeur considérable. Les marchés de Hong-Kong et de Chang-Haï sont inondés par les racines du *P. quinquefolius* américain, qui seraient très différentes par leurs propriétés de celles du véritable *Ginseng*.

Les anciens botanistes considéraient les *P. Ginseng* et *quinquefolius*, comme appartenant à la même espèce : Vaillant, en 1718, publia une note sur l' « établissement d'un nouveau genre de plante, nommé *Araliastrum,* duquel le fameux Ninzin ou Gin-zeng des Chinois est une espèce ». Ce genre est caractérisé par sa « tige simple, terminée par une ombelle dont chaque rayon ne porte qu'une fleur; cette tige est accolée au delà de sa moitié, comme celle de l'Anémone, par l'assemblage des bases de quelques queues ». L'*Aralia* est « semblable à l'*Araliastrum* par la structure et la situation de la fleur, mais la baie contient ordinairement cinq semences disposées en rond tout autour de son axe... Les feuilles sont branchues à peu près comme celles de l'Angélique ».

« L'*Araliastrum quinquefolii folio majus*, qui est le Ginseng des Chinois, se retrouve au Canada, d'où M. Sarrazin, médecin du roi et correspondant de l'Académie, l'a envoyé au jardin royal de Paris en 1700. »

Pour Linné, comme pour Vaillant, les espèces américaines et coréennes sont identiques.

C'est C.-A. Meyer qui a séparé les espèces en se basant sur la forme des racines et des feuilles, et en constatant que dans le *P. Ginseng* les écailles situées à la base de la tige sont charnues et persistantes, tandis qu'elles sont minces et caduques dans le *P. quinquefolius*.

Le travail de Meyer est très documenté ; mais les caractères qu'il emploie pour délimiter ses espèces sont peu nets : d'après Clarke, le *P. Pseudoginseng* et le *P. bipinnatifidus* sont difficilement séparables du *P. Ginseng*. On retrouve dans ces espèces de nombreux types semblables de racines, et les écailles de la base de la tige sont souvent persistantes, de sorte que la forme des feuilles qui est légèrement différente est le seul caractère précis. On peut dire de même pour le *P. quinquefolius*, qui a

seulement des feuilles plus obovales et plus brusquement acuminées que celles du *P. Ginseng*.

Comme, d'autre part, les connaissances que nous avons du vrai *Ginseng* sont encore empiriques, et qu'il n'est pas démontré que cette plante ait des propriétés physiologiques différentes des autres, il serait peut-être préférable de considérer toutes ces « fusiformes », comme formant des variétés d'une même espèce. Si nous devions considérer comme des espèces distinctes toutes ces plantes, nous aurions dû doubler ou tripler le nombre des espèces des autres tribus. Les conclusions d'un travail récent de MM. Perrot et de Vilmorin disant : « qu'il est hors de doute que la drogue américaine n'est aucunement comparable à celle de Corée », nous semblent, en tout cas, assez exagérées.

Anatomie. — 1° *Tige :* Une tige de *Panax* est aisément reconnaissable par ses faisceaux libéroligneux distincts, séparés par de larges rayons parenchymateux et par son appareil sécréteur réduit.

L'écorce possède toujours une couche collenchymateuse externe et une couche collenchymateuse interne. Le péricycle, tantôt dépourvu de fibres (rhizome de *P. repens*, *P. trifolius*), tantôt différencié en arcs fibreux au-dessus des faisceaux (*P. quinquefolius*), est pourvu de canaux sécréteurs, souvent difficiles à reconnaître dans des échantillons desséchés. Les faisceaux, isolés, riches en vaisseaux, ne développent que très peu de formations secondaires, les tiges étant annuelles.

2° *Feuille :* Les feuilles composées-palmées ont un pétiole dont la structure est voisine de celle de la tige. Les faisceaux, bien distincts, disposés en un cercle, possèdent des arcs fibreux péricycliques. L'appareil sécréteur, autant que nous avons pu en juger, ne pénètre pas dans la feuille.

Le limbe, membraneux, dépourvu d'exoderme différencié, a une nervure médiane présentant un petit arc libéroligneux et une forte crête collenchymateuse ventrale comme le limbe des *Acanthopanax*.

Ce genre *Panax* par ses fleurs, par la structure de ses organes végétatifs, se rapproche surtout des *Acanthopanax* et pourrait être incorporé dans les Pseudopanacinées. Toutefois,

par ses feuilles disposées en un verticille unique, par la réduction de l'appareil sécréteur, par la structure de sa tige, ce genre est très spécial et nous préférons en faire le type d'une série de *Panacinées*.

Répartition géographique.

Le *Panax trifolius* et le *Panax quinquefolius* appartiennent au Canada et aux États-Unis. Le *P. Ginseng* est indigène de Corée et de Mandchourie; le *P. repens* habite le Japon et les *P. bipinnatifidus* et *Pseudoginseng* l'Himalaya (Nepal, Sikkhim).

10. — ÉRÉMOPANACINÉES.

Eremopanax. — *Arthrophyllum*. — *Crepinella*. — *Wardenia*.

Genre Eremopanax [1].

On range dans ce genre quelques espèces d'arbrisseaux néo-calédoniens à feuilles ordinairement alternes et composées-imparipennées, mais opposées, trifoliolées ou simples dans les régions florifères. Les fleurs, en ombelles, sont inarticulées, pentamères, avec un ovaire formé d'un seul carpelle. Le fruit drupacé possède une graine à albumen non ruminé.

Baillon, créateur de ce genre, l'identifiait presque avec les *Mastixia*. L'examen anatomique va nous montrer que les *Eremopanax* sont de vraies Araliacées tout à fait différentes des *Mastixia*.

Anatomie. — 1° *Tige* (fig. 53) : L'épiderme, pourvu d'une cuticule très épaisse et ondulée, surmonte une couche de collenchyme constituée par des cellules à parois minces et présentant dans sa partie périphérique et dans sa partie profonde de petits canaux sécréteurs. La couche corticale sous-jacente possède des cellules plus grandes, mais à parois presque aussi épaisses que celles des cellules du collenchyme. — Le péricycle présente des arcs scléreux distincts de fibres très épaisses et de grands

1. Baillon (1879, *a*), p. 156.

canaux sécréteurs. Le bois secondaire a des vaisseaux de 40 à 50 μ de diamètre isolés ou groupés par deux ou trois, au milieu de fibres à parois minces, larges de 20 μ. La moelle est formée de grandes cellules parenchymateuses ; elle est

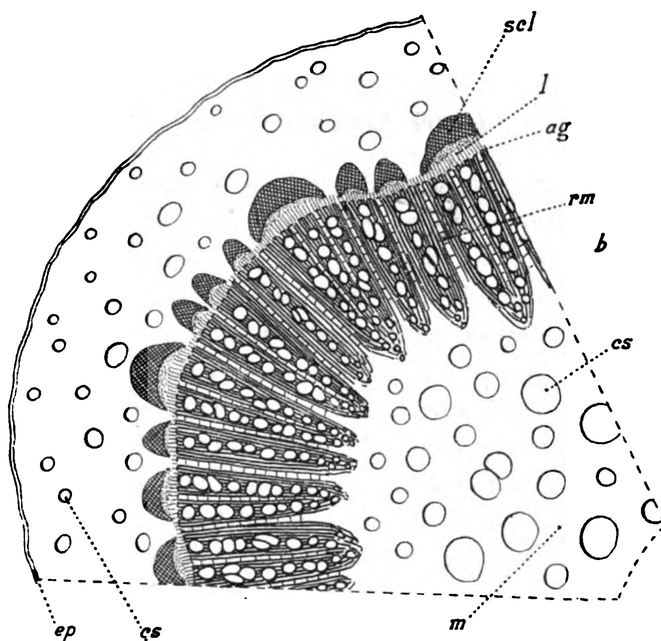


Fig. 53. — Tige de l'*Eremopanax Balansæ*. — *ep*, épiderme; *scl*, sclérenchyme péricyclique ; *l*, liber ; *ag*, assise génératrice ; *rm*, rayons ; *b*, bois ; *cs*, canaux sécréteurs.

caractérisée par la présence d'un très grand nombre de canaux sécréteurs (une cinquantaine dans une moelle de 2 millimètres de diamètre), dont la lumière est considérable (100 à 150 μ).

2° *Feuille :* Le pétiole possède un collenchyme très épais, formé de cellules à parois minces ; il est pourvu de canaux sécréteurs. Il y a de nombreux faisceaux libéroligneux épars, dépourvus d'arcs fibreux. Entre ces faisceaux, on trouve des canaux sécréteurs de grand diamètre.

Le limbe est pourvu d'un exoderme différencié sous l'épiderme supérieur; cet exoderme est formé par deux assises de cellules aplaties, collenchymateuses. La nervure médiane, peu saillante, possède sur ses deux faces une épaisse couche collenchymateuse dans laquelle on trouve des canaux sécréteurs.

Les faisceaux libéroligneux, dépourvus de gaine sclérifiée, sont distincts et épars dans le parenchyme.

En résumé, le genre *Eremopanax* est une vraie Araliacée. Par la structure de sa tige et de sa feuille, il est nettement caractérisé et se sépare des autres genres. Il se distingue aisément du genre *Mastixia*.

Genre Arthrophyllum.

Les *Arthrophyllum* sont des arbres à feuilles généralement alternes et composées-pennées, sauf dans les régions voisines des inflorescences où elles peuvent être simples et opposées. Les fleurs, en ombelles, non articulées, sont pentamères avec un ovaire formé d'un seul carpelle. L'albumen de la graine est fortement ruminé par digestion. Ce dernier caractère le distingue nettement des *Eremopanax*. Le fruit est ovoïde, parfaitement symétrique, surmonté d'un court style et d'un calice à pièces distinctes; le péricarpe est mince et le noyau dur.

Anatomie. — Comme l'ont constaté tous les auteurs qui ont étudié la question, ce genre par son anatomie, est une véritable Araliacée et ne saurait être séparé de la famille.

La tige d'*Arthrophyllum diversifolium* est celle d'une Araliacée normale : parmi les cellules du collenchyme, on en distingue pourtant un certain nombre qui lignifient légèrement leur partie interne; l'écorce sous-jacente a des canaux sécréteurs. Le péricycle épais forme des arcs fibreux étroits et des canaux sécréteurs. Les faisceaux libéroligneux, contigus, sont très étroits. La moelle possède des canaux sécréteurs épars et de diamètre très petit.

Le bois secondaire a des vaisseaux assez nombreux (10 à 15 au millimètre carré), presque toujours isolés ou groupés par deux radialement. Ces vaisseaux ont des ponctuations nombreuses très allongées transversalement, et disposées parallèlement de telle sorte que ce sont parfois de véritables vaisseaux scalariformes; leur diamètre est de 60 à 80 μ et leur contour subpolygonal. Les fibres, à lumière large, quadrangulaire, ont une

1. Blume (1826), *Bizdragen tot de Flora van Ned. Indie*, p. 878.

paroi extrêmement mince. Les rayons, peu épais (60 à 80 μ), sont remarquables par la présence de *poches sécrétrices* (fig. 54); c'est la seule Araliacée que nous ayons rencontrée présentant cette particularité. Ces poches sont très allongées radialement et ressemblent à un canal sécréteur, tandis que dans une coupe tangentielle, elles se présentent comme une petite chambre circulaire bordée par de nombreuses cellules plus petites que les autres cellules du rayon. Ces cellules des rayons sont un peu allongées radialement.

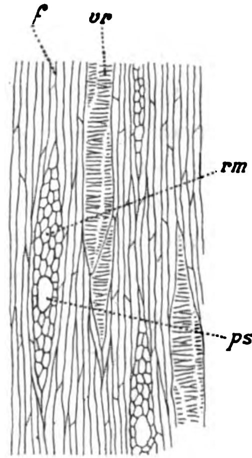


Fig. 54. — Bois secondaire de l'*Arthrophyllum diversifolium* (coupe tangentielle); *vr*, vaisseaux; *f*, fibres; *rm*, rayons; *ps*, poches sécrétrices.

Feuille : Le pétiole présente un collenchyme mince, à l'intérieur duquel on trouve, de place en place, un petit canal sécréteur; les faisceaux libéro-ligneux contigus forment un cercle et développent des formations secondaires. La moelle parenchymateuse possède, à la périphérie, un cercle de faisceaux, non contigus, avec bois extérieur. Entre les deux cercles de faisceaux, on trouve des canaux sécréteurs.

Genre Crepinella [1]

Le *Crepinella gracilis* est un petit arbrisseau à feuilles composées-palmées. Les fleurs, en ombelles composées, sont inarticulées sur le pédoncule floral; ces fleurs sont tétramères avec un ovaire uniloculaire comme dans les genres précédents. Nous n'avons pu nous procurer cette plante dont la position reste incertaine. Peut-être dérive-t-elle des *Schefflera* américains, de même que les *Cuphocarpus* dérivent des *Polyscias*.

1. E. Marchal, *Transact. Lin. Soc.*, 2e série, vol. II, p. 275.

Genre Wardenia.

Le *Wardenia simplex*, décrit par King en 1898, est un petit arbre à tige épineuse, à feuilles simples, coriaces, longuement pétiolées et présentant de petites stipules. L'inflorescence terminale, assez réduite, comprend des fleurs en ombelles.

La fleur est vraisemblablement inarticulée, car le caractère de l'articulation du pédoncule floral n'aurait certainement pas échappé à l'auteur. Le calice présente cinq petites dents; les pétales, en calyptre, sont valvaires vers le bas, légèrement imbriqués vers le haut. L'androcée comprend cinq étamines à filets courts et à anthères versatiles. L'ovaire est surmonté d'un disque charnu, convexe, faiblement quinquélobé et portant un court style. Cet ovaire est uniloculaire et possède *deux ovules pendants*. Le fruit est biloculaire par formation d'une fausse cloison, et contient deux graines comprimées. La nature de l'albumen est inconnue.

Nous plaçons ce genre dans la tribu des Érémopanacinées, mais il n'est pas encore certain que ce soit une Araliacée : l'auteur n'indique pas, en effet, la position du raphé, et on ignore si la plante possède des canaux sécréteurs. Il est donc possible que le *Wardenia* soit une Cornacée.

Répartition géographique.

Les *Eremopanax* sont des plantes spéciales à la Nouvelle-Calédonie ; le *Crepinella gracilis* a été récolté à la Guyane anglaise et le *Wardenia simplex* provient de Perak (presqu'île de Malacca).

Résumé.

La tribu des *Érémopanacinées* est constituée par des genres assez hétérogènes, caractérisés par leurs fleurs *non articulées* et par leur *ovaire uniloculaire*.

On peut la diviser de la manière suivante :

a. Ovaire uniovulé.
  I. Feuilles composées-pennées.
    α. Albumen ruminé. Poches sécrétrices dans les rayons. Canaux médullaires à diamètre petit.

Pétiole avec un cercle externe de faisceaux normaux et un cercle interne de faisceaux inverses.................................. *Arthrophyllum.*
β. Albumen non ruminé. Pas de poches sécrétrices dans les rayons. Canaux médullaires nombreux et à grand diamètre. Faisceaux épars dans le pétiole........................ *Eremopanax.*
II. Feuilles composées-palmées.................. *Crepinella.*
b. Ovaire biovulé.. *Wardenia.*

GENRES DE POSITION INCERTAINE

Genre Apleura [1].

L'*Apleura nucamentacea* est une petite plante qui pousse dans les hautes régions du Chili. C'est une espèce intéressante, car c'est la seule Araliacée connue, franchement adaptée aux conditions de la vie alpine ; nous ne la connaissons malheureusement que par la description donnée par Philippi. Par son port, qui est à peu près celui du *Silene acaulis*, cette plante se rapproche des *Azorella* et *Laretia*, Ombellifères poussant dans les mêmes régions. Nous ne pouvons déterminer la position de ce genre, car la fleur en est inconnue. On sait seulement que les fleurs sont *isolées* et que le fruit est une *drupe à endocarpe osseux*. Il est curieux de constater que tous les auteurs ont continué après Philippi, à placer l'*Apleura* dans les Ombellifères, sous le seul prétexte que la plante vit au milieu d'autres Ombellifères et possède exactement leur port. C'est simplement là un caractère de convergence comme on en a tant observé. Dans son beau travail sur la « végétation de la Nouvelle-Zélande », DIELS (1897) mentionne un certain nombre d'espèces alpines vivant dans la région des Azorelles, ayant le port de ces plantes, et appartenant aux familles les plus variées. Ce ne serait pas une faute plus grave de réunir ces plantes au genre *Azorella* que de vouloir y joindre le genre *Apleura*.

Genre Woodburnia [2].

La position du genre *Woodburnia*, récemment décrit par PRAIN, est très incertaine; l'auteur se borne à dire que la

1. Philippi (1864).
2. D. Prain (1903).

plante présente des caractères exceptionnels pour la famille : ombelle simple et fleurs remarquablement grandes. On conçoit donc qu'il n'y a pas lieu de tenir compte de ce genre tant qu'une description plus complète n'en aura pas été donnée.

Il est très possible que le *Woodburnia* ne soit pas une Araliacée.

Genre **Mastixia**.

Le genre *Mastixia*, considéré par Baillon comme voisin des *Eremopanax* (1879, *a*), s'éloigne non seulement de ce genre, mais de toutes les autres Araliacées.

D'après M. Van Tieghem, on ne trouve dans l'écorce de la tige ni couche de collenchyme, ni canaux sécréteurs ; cette écorce présente, en revanche, des cellules scléreuses isolées. Le péricycle est *dépourvu de canaux sécréteurs* et constitué par une couche à peu près continue de fibres. Dans la pointe extrême de chaque faisceau ligneux, la tige montre un canal sécréteur; elle possède, en outre, dans le *Mastixia Gardneriana* quelques canaux dans la moelle.

L'absence de canaux dans le péricycle de la tige ne permet pas d'incorporer les *Mastixia* dans les Araliacées ; d'autre part, il est difficile de ranger ce genre dans les Cornacées, la tige possédant des canaux sécréteurs à la périphérie de la moelle ; les caractères invoqués par Sertorius (1894) pour rapprocher les *Mastixia* des Cornacées ne sont pas absolus comme l'auteur paraît le croire.

M. Van Tieghem (1900) a proposé de constituer une famille des *Mastixiacées*, avec les Ombellales à ovaire uniloculaire : cette famille devrait être alors limitée au *Mastixia* (et peut-être au *Wardenia*), car les *Eremopanax*, *Cuphocarpus*, *Arthrophyllum* sont inséparables des Araliacées. La connaissance de la structure de la racine des *Mastixia* permettrait, seule, de trancher cette question.

GENRE EXCLU DES ARALIACÉES.

Genre Aralidium.

Les *Aralidium* sont des arbres aisément caractérisés par leurs grandes feuilles simples, irrégulièrement pinnatilobées. L'inflorescence est une grappe composée, dont les rameaux ultimes portent un petit nombre de fleurs. Ces fleurs sont unisexuées, pentamères, articulées; les pétales sont imbriqués. Les étamines, à filets courts, ont des anthères globuleuses. Les fleurs femelles, que je n'ai pu me procurer, sont dépourvues d'étamines et de staminodes (?); l'ovaire est formé de 3-4 carpelles que surmontent des styles distincts à stigmates terminaux. Le fruit, ovoïde, drupacé, contient ordinairement un seul noyau uniséminé. La graine a un albumen ruminé.

Anatomie. — L'étude de la structure de cette plante mériterait d'être faite en détail; les matériaux que nous avons étudiés nous conduisent à retirer ce genre de la famille des Araliacées. Nous n'avons en effet observé de canaux sécréteurs ni dans la tige, ni dans la feuille.

1° *Tige :* L'écorce est différenciée en une couche collenchymateuse externe et une couche parenchymateuse interne, comme celle de la tige des Araliacées. Dans la couche parenchymateuse, on observe de nombreux petits faisceaux normalement orientés, qui se rendent évidemment aux feuilles supérieures. Le péricycle mince présente quelques îlots scléreux formés par un nombre restreint de cellules. Le bois secondaire est divisé en compartiments égaux par des rayons nombreux, très larges, droits; ces compartiments comprennent de grands vaisseaux isolés et des fibres épaisses. La moelle, parenchymateuse, est parcourue par des îlots de fibres lignifiées à lumière presque nulle; ces îlots sont entourés par une gaine de cellules différenciées.

2° *Feuille :* Le pétiole présente sous l'épiderme un collenchyme épais, très fréquemment interrompu suivant des bandes formées par deux ou trois rangs de cellules parenchymateuses. Sous ce collenchyme on remarque une masse homogène de

cellules parcourue par de nombreux faisceaux épais et inégaux.

Si donc, les *Aralidium* sont dépourvus de canaux sécréteurs, c'est dans la famille des Cornacées qu'ils doivent prendre place. Ils devront être placés au voisinage des *Torricellia*, *Melanophylla* et *Kaliphora* dont ils sont voisins par l'organisation et par la structure.

CHAPITRE II

RELATIONS ET AFFINITÉS DES ARALIACÉES.

Relations des genres entre eux.

Nous avons dit, au commencement de ce Mémoire, que les Araliacées formaient une série morphologique à peu près continue. Ayant étudié l'ensemble des genres, nous pourrons maintenant examiner leurs relations réciproques.

Plérandrées. — Cette série est représentée par les genres *Tupidanthus*, *Plerandra*, *Plerandropsis*, *Octotheca* et *Tetraplasandra*.

Le genre *Tupidanthus*, qui a des feuilles composées-palmées, un nombre indéterminé d'étamines et de carpelles, se relie principalement au genre *Plerandra* qui a également des feuilles composées-palmées, des fleurs à nombreuses étamines, mais dont le nombre des carpelles est déterminé ; l'ovaire, qui possède jusqu'à vingt loges dans certaines espèces, n'en a, dans d'autres, que cinq, autant que de pétales. Le genre *Plerandropsis* a des relations identiques avec le *Tupidanthus* ; ses fleurs ont 10 pétales, de nombreuses étamines, et seulement 10 carpelles ; ses feuilles sont palmatilobées. Le genre *Octothera* peut se rattacher aux *Tupidanthus*, mais il n'a que 3 verticilles d'étamines (à 8 sacs polliniques) et autant de carpelles.

Nous ne connaissons pas de type à feuilles composées-pennées, analogue au *Tupidanthus*. Le *Tetraplasandra* équivaut plutôt au genre *Plerandra* puisqu'il a n étamines et un nombre restreint de carpelles.

Par les trois premiers genres, les Plérandrées se rattachent étroitement aux Schefflérinées; par le *Tetraplasandra*, elles se rattachent aux Reynoldsiées.

Reynoldsiées. — On a décrit une espèce comme *Tetraplasandra meiandra*, qui, ne possédant que cinq étamines, est mieux placée dans les *Reynoldsia*. Ce genre est très voisin des *Tetraplasandra*, car s'il a un androcée isostémone, il présente un ovaire, qui, dans la plupart des cas, a plus de carpelles que de pétales.

Aux *Reynoldsia* se rattache un genre très aberrant, *Pterotropia*, qui s'éloigne de toutes les autres Araliacéès.

Les *Gastonia,* qui rappellent les *Reynoldsia*, ont en général 10-15 pétales avec autant d'étamines et de carpelles ; ils vont au contraire nous relier aux autres Araliacées, par l'intermédiaire du genre très voisin *Polyscias*.

Schefflérinées. — Les *Schefflérinées* présentent avec les Plérandrées plusieurs points de contact.

Mettons d'abord à part les *Dizygotheca* néocalédoniens, qui se relient étroitement au genre *Octotheca*, sans présenter d'affinités marquées avec les autres Araliacées.

Les *Boerlagiodendron*, par leurs fleurs à nombreuses étamines isostémones et nombreux carpelles, se rapprochent des *Plerandra* et *Plerandropsis*, quoique présentant des caractères particuliers bien marqués. Les *Trevesia* possèdent des relations du même ordre.

Par leurs espèces à fleurs 10-12-mères (sous-genres *Brassaia* et *Parapanax*), les *Schefflera* se relient aux genres précédents; d'autre part, ils mènent, par leurs espèces ayant moins de 5 carpelles, au genre *Didymopanax*. Les *Gilibertia* à feuilles simples, pourvues de poches glanduleuses, et les *Mesopanax* se rapprochent de la tribu des Hédérinées. Les *Mesopanax* sont en effet voisins des *Oreopanax*. Les *Gilibertia* sont assez rapprochés des Pseudopanacinées. Les *Tetrapanax* et *Echinopanax*, bien caractérisés, constituent un rameau détaché du groupe.

Polysciinées. — Le genre *Polyscias* se rattache au genre *Gastonia* (Reynoldsiées) soit par les espèces à fleurs pentamères (avec *G. revoluta*), soit par les espèces du sous-genre *Grote-*

fendia à fleurs 6-10-mères. Leurs fleurs articulées seules les séparent des *Gastonia*.

Les *Polyscias* touchent, d'autre part, au *Cuphocarpus* dont l'ovaire monocarpellé mène aux Erémopanacinées, et au *Tieghemopanax* par l'intermédiaire du *T. cussonioides*.

Les *Bonnierella* et les *Cephalaraliées* se relient au groupe des Polysciées dont ils diffèrent par quelques caractères.

Les *Aralia* et les *Pentapanax* sont également voisins des genres précédents dont ils diffèrent par leur corolle plus ou moins imbriquée ; ces deux genres se distinguent l'un de l'autre par leur mode d'inflorescence et par leurs styles, libres dans le premier, soudés dans le second.

Pseudopanacinées. — Les *Acanthopanax*, par leurs espèces à fleurs non ou peu articulées, sont en relations étroites avec les Schefflérinées (certains *Schefflera* et *Brassaiopsis*) ; ils rappellent aussi par leur structure certains *Gilibertia*. Les *Fatsia,* qui diffèrent des *Acanthopanax* par leur appareil végétatif, établissent un nouveau rapprochement avec les Schefflérinées par les *Echinopanax* et *Tetrapanax* qui étaient considérés autrefois comme des *Fatsia,* mais qui ne peuvent être incorporés dans ce genre à cause de leur structure et de leur ovaire bicarpellé.

La limite séparant les *Pseudopanax* et *Nothopanax* est très indécise, ces genres se trouvant réunis par de nombreux intermédiaires. Des *Nothopanax* on passe aux termes extrêmes de la tribu *Stilbocarpa* d'un côté, *Astrotricha* de l'autre. Le *Nothopanax Scopoliæ* qui est un *Tieghemopanax* à feuilles simples, relie cette tribu aux Polysciinées ; le *Nothopanax arboreum* la rattache aux Schefflérinées.

Hédérinées. — Le genre *Oreopanax*, par ses espèces à feuilles composées-palmées, est étroitement lié aux *Schefflera*, dont il ne diffère que par l'albumen. Ce caractère de l'albumen ruminé est également le seul qui sépare les espèces à feuilles simples des *Mesopanax*.

Les *Cussonia* ont, comme les *Oreopanax*, des fleurs sessiles, mais sur des axes allongés, en épis ou en grappes. Ces fleurs ont un ovaire dimère, tandis que chez les *Oreopanax* les fleurs en capitules ont un ovaire à 5 loges ou plus. La liaison entre

les deux genres est établie par les *O. Salvinii* et *O. geminatus* dont l'ovaire n'a que deux carpelles.

D'autre part, le genre *Gamblea* est assez voisin des *Acanthopanax* et des Schefflérinées.

Le Lierre, voisin du genre *Gamblea* par ses feuilles et son albumen, touche aux *Oreopanax* et aussi au *Mesopanax proteus* (Schefflérinées) à fleurs en ombelles, styles soudés, inflorescence et feuilles identiques, mais avec albumen non ruminé.

Les *Macropanax*, à ovaire dimère, les *Hederopsis*, à ovaire pentamère, relient encore la tribu aux *Acanthopanax* par leur organisation et par leur structure.

Mérytinées. — Ce groupe, très aberrant, peut quand même être rattaché aux Schefflérinées, quand on compare les inflorescences analogues des *Harmsiopanax* et des *Schizomeryta*.

Myodocarpinées. — Les Myodocarpinées sont des plantes voisines des *Araliées*, mais elles s'en éloignent par la présence d'un appareil sécréteur dans le fruit; ce caractère montre un des points de contact, surtout par les *Myodocarpus*, avec les Ombellifères.

Mackinlayinées. — Les pétales ongulés, spéciaux aux genres de cette tribu, se retrouvent chez les Ombellifères. La structure du pétiole des *Mackinlaya* mène aux Schefflérinées, tandis que l'organisation florale (fleurs articulées) rapproche plutôt ce genre des Pseudopanacinées. Les *Pseudosciadium*, dont le fruit est malheureusement inconnu, sont très rapprochés des *Myodocarpus* de la tribu précédente.

Panacinées. — Le genre *Panax*, par sa structure et son organisation, se rattache étroitement aux *Acanthopanax*.

Érémopanacinées. — Cette tribu n'est pas très homogène et mériterait peut-être d'être démembrée, ses différents genres étant répartis dans les autres groupes.

Nous avons déjà placé les *Cuphocarpus* au voisinage des *Polyscias*; les *Arthrophyllum* peuvent être placés dans les

Hédérinées à côté des *Heteropanax*. Les *Eremopanax*, sauf leur albumen lisse, sont proches des *Arthrophyllum*, mais on doit peut-être considérer les *Crepinella* comme des *Schefflera* à ovaire uniloculaire.

Schéma indiquant les principales relations morphologiques entre les différents genres d'Araliacées.

Nous résumons dans le tableau ci-dessus les relations morphologiques des genres et des tribus ; ce tableau dira beaucoup plus que l'énumération aride et résumée que nous venons de faire.

Il est loin de notre pensée de présenter ce tableau comme un arbre généalogique établissant les relations phylétiques des Araliacées. Nous ne croyons pas avoir le droit de faire des hypothèses sur la phylogénie d'un groupe, avec les seuls faits fournis par la connaissance de la morphologie des adultes.

Il ne faudrait pas déduire notamment de ce tableau que le genre *Tupidanthus* est l'ancêtre duquel sont sortis les autres

genres. Il n'est pas impossible, par exemple, que ce *Tupidanthus* soit au contraire dérivé des *Plerandra*. Nous avons voulu seulement indiquer la position respective des différents genres dans la masse compacte de la famille. La connaissance du développement d'un grand nombre de genres, appuyée par l'étude approfondie de leur répartition géographique, pourrait seule nous donner le droit d'émettre des hypothèses sur la filiation de la famille.

Nous n'avons malheureusement que trop peu de faits précis sur cette capitale question du développement : faut-il considérer, comme le suggère Harms, les Plérandrinées comme les formes les plus primitives ? La chose est vraisemblable, étant donnée la simplicité d'organisation des plantules de *Tupidanthus*, par rapport à celles, beaucoup plus compliquées, du Lierre qu'on doit considérer comme très évolué.

Relations des Araliacées avec les autres familles.

Les Araliacées sont très voisines des Ombellifères, tellement voisines qu'on n'aurait peut-être pas songé à en faire une famille spéciale si, comme nous l'avons dit dans la partie historique de ce travail, deux erreurs d'observation n'avaient permis son édification.

Le seul caractère qui sépare d'une manière absolue les deux familles, est celui du *fruit drupacé*. Il existe, en outre, chez les Araliacées, toute une série de genres possédant des caractères qui ne se rencontrent jamais chez les Ombellifères : ovaire à nombreux carpelles, androcée à nombreuses étamines, fleurs articulées, albumen ruminé, absence de « bandelettes » dans le fruit, etc.

Mais, ainsi que l'ont fait remarquer tous les auteurs qui se sont occupés de la question, ces derniers caractères n'ont rien d'absolu.

Il existe, notamment, des Araliacées dont l'ovaire bicarpellé donne un fruit dont les parties se détachent à maturité : *Harmsiopanax*, *Myodocarpus*. Ce dernier genre, dont le fruit est une double samare pourvue de poches sécrétrices, pourrait être considéré comme une Ombellifère ; pourtant les *Myodo-*

carpus (dont les fleurs sont articulées fortement, il est vrai) sont inséparables des *Delarbrea* qui sont certainement des Araliacées.

Aucun caractère anatomique absolu ne permet de séparer les deux familles. Le collenchyme forme dans les Araliacées une couche continue, tandis que dans la plupart des Ombellifères il est disposé en faisceaux. Mais il existe aussi quelques Ombellifères où le collenchyme forme également une couche continue. C'est le cas des *Eryngium*, *Sanicula*, *Astrantia* (Géneau de Lamarlière), des *Bubon* (Courchet).

Dans certaines Ombellifères, comme dans diverses Araliacées, la tige possède des faisceaux cribro-vasculaires médullaires : tels sont *Opoponax chironium*, *Ferula tinguinata*, *F. communis*, *Œnanthe crocata* (Trécul), *Silaus pratensis* (Sanio), *Peucedanum Oreoselinum*, divers *Œnanthe* (Courchet).

Il résulte de là qu'Ombellifères et Araliacées forment une série morphologique continue, un groupement très naturel.

Les *Cornacées* sont aussi très voisines des Araliacées, et bien des systématiciens ont transporté un genre d'une famille dans l'autre. Les *Cornacées* ont un ovaire infère avec un ovule pendant « transpariété unitegminé » dans l'angle interne de chaque loge ; mais cet ovule a presque toujours un raphé dorsal. Le fruit est charnu comme dans les Araliacées. Mais les Cornacées ne possèdent jamais de canaux sécréteurs et présentent des différences anatomiques notables[1] (Sertorius). Des points de contact existent entre ces deux familles, car les *Curtisia* et les *Davidia*, qui ont un ovule à raphé ventral, sont, par leur structure, des Cornacées.

Les *Garrya*, considérés par divers auteurs comme constituant la famille des Garryacées, différents des autres Cornacées par la présence de deux ovules à raphé ventral dans un ovaire uniloculaire, font songer au genre *Wardenia* ; mais l'absence de canaux sécréteurs, la structure de leur pétiole les éloignent des Araliacées et les rapprochent des Cornacées.

Les *Pittosporacées* présentent des canaux sécréteurs offrant, dans la racine, la même disposition que chez les Ombellifères

1. Le pétiole de *Melanophylla*, la tige de *Kaliphora* rappellent cependant la structure de certaines Araliacées.

et les Araliacées. M. Van Tieghem a réuni pour cette raison les trois familles dans un ordre des *Ombellinées* ; l'étude qu'il fit de l'ovule de ces plantes a confirmé cette manière de voir. Mais, dans cette famille des Pittosporacées, les ovaires bicarpellés, ouverts ou fermés, présentent deux rangées d'ovules horizontaux et sont libres.

Les *Grubbia* et *Ophira*, considérés par les auteurs les plus récents (Engler, Van Tieghem) comme formant une famille des Grubbiacées, ne sont pas éloignés non plus des familles précédentes. Les fleurs, en capitules triflores, ont un ovaire infère bicarpellé et sont soudées entre elles par leur ovaire. Chaque carpelle contient un ovule anatrope pendant, à raphé interne, comme celui des Araliacées. Ces plantes, dépourvues de canaux sécréteurs, ont un collenchyme sous-épidermique. Par l'organisation de leurs fleurs, elles rappellent les *Meryta*. Elles rappellent également les Cornacées, principalement les espèces d'*Alangium* ayant plusieurs verticilles d'étamines.

Les *Halorrhagacées*, habituellement assez éloignées du groupe que nous étudions et qui ont un androcée obdiplostémone, ont pourtant les caractères essentiels des familles précédentes: ovaire infère avec, dans chaque loge, un seul ovule pendant, transpariété, unitegminé. Les fleurs sont parfois en ombelles (*Loudonia*) et les fruits souvent drupacés. Drude (1897), Schindler (1904) signalent, du reste, ces affinités.

Parmi les Gamopétales, il existe aussi des familles qui se rapprochent assez étroitement des Araliacées. Si par son port le *Sambucus* fait songer à une Araliacée à feuilles pennées, il s'en rapproche aussi par son ovaire infère, contenant dans chaque loge un ovule pendant, et par son fruit charnu. Il en diffère surtout par sa corolle gamopétale et ses étamines soudées à la corolle.

Les *Rhaptopétalacées*, étudiées récemment par M. Van Tieghem (1905), rappellent certaines Araliacées, notamment les *Plérandrées*. Les *Rhaptopétalacées* ont les pétales complètement soudés en calyptre; l'androcée comprend un grand nombre d'étamines, les ovules sont pendants, transpariétés, unitegminés, et le fruit, quand il est drupacé, contient une graine à albumen ruminé. Cette ressemblance est assez lointaine, car

la corolle est véritablement gamopétale sur toute sa longueur, l'ovaire est presque toujours supère et les ovules sont épinastes. Par leur structure très spéciale, les Rhaptopétalacées sont, du reste, totalement différentes des Araliacées.

L'*Adoxa Moschatellina*, rangé par De Candolle dans les Araliacées, n'a aucun rapport avec cette famille. On le considère, en général, comme le type d'une petite famille spéciale.

Bien des auteurs ont voulu voir des affinités entre les Araliacées et les Vitacées, frappés de l'analogie existant entre un Lierre et une Vigne Vierge. Cette analogie correspond plutôt à une convergence qu'à des affinités réelles; il faut remarquer, notamment, que l'ovaire supère contient de nombreux ovules ascendants, à nucelle persistante et à deux téguments.

Les *Hamamélidacées*, que les anciens auteurs rapprochaient des Ombellifères et des Araliacées, se rapprochent plutôt des Grubbiacées, mais ont un ovule bitegminé.

En résumé, les Araliacées ont des relations variées avec de nombreuses familles; mais les affinités ne sont vraiment étroites qu'avec les Ombellifères. Il importe peu que l'on fasse des Araliacées et des Ombellifères deux familles distinctes ou deux sous-familles, comme le voulait Seemann. Baillon avait pourtant exagéré en faisant des Araliées une des cinqtribus des Ombellifères : la tribu des Araliées diffère en tout cas infiniment plus des quatre autres, que les quatre autres entre elles.

TROISIÈME PARTIE

REMARQUES SUR LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Après avoir étudié chaque série, nous avons indiqué la répartition des différents genres ; nous n'aurons donc qu'à rappeler en quelques lignes quelle est cette distribution.

1° *Pseudopanacinées :* Les *Pseudopanax* ont de nombreux représentants qui peuplent les forêts de la Nouvelle-Zélande ; on a également signalé au Chili deux autres espèces, *P. Valdiviensis* et *P. lætevirens* ; cette dernière espèce, qui constitue des forêts dans la province de Valdivia, a été aussi récoltée par Savatier en divers points de la côte de Patagonie (voir Franchet [1889]). Les *Nothopanax* habitent la Nouvelle-Zélande et ont, probablement, un représentant en Tasmanie. Les *Astrotricha* sont australiens ; les *Fatsia* et *Acanthopanax* habitent l'Asie orientale, les *Stilbocarpa* habitent les îles voisines de la Nouvelle-Zélande.

2° *Polysciinées :* Les *Polysciées* habitent la Nouvelle-Calédonie, l'Australie, l'Inde, Madagascar. Les *Araliées* se trouvent en Asie orientale et dans l'Amérique du Nord. Les *Céphalaraliées* sont australiennes.

3° *Schefflérinées :* Le genre *Tetrapanax* est originaire de Formose ; le genre *Echinopanax* se trouve en Asie orientale et dans l'Amérique du Nord. Les *Gilibertia* et *Mesopanax* ont des représentants dans les îles de l'Asie orientale et dans l'Amérique tropicale. L'*Harmsiopanax aculeatus* croît dans l'archipel Malais. Les *Trevesia* et *Brassaiopsis* peuplent les provinces himalayennes et l'archipel Malais.

Le genre *Schefflera*, qui nous semble peu homogène, a une extension considérable (Chine, Inde, archipel Malais, Afrique, Madagascar, Amérique du Sud, Nouvelle-Calédonie, Fiji, Nouvelle-Zélande).

4° *Hédérinées :* Le *Lierre* existe en Europe et en Asie. Les *Oreopanax* sont propres à l'Amérique du Sud, et les *Cussonia* sont exclusivement africains. Les *Hederopsis* et *Gamblea* sont très localisés, le premier à Malacca, le second dans le Sikkim ; les *Macropanax* ont été trouvés dans l'archipel Malais et les provinces himalayennes ; l'*Heteropanax fragrans* habite l'Inde, la Chine méridionale et la Cochinchine.

5° *Myodocarpinées :* Les *Delarbrea* sont de la Nouvelle-Calédonie et de la Nouvelle-Guinée ; les *Myodocarpus* sont exclusivement néocalédoniens ; le genre *Porospermum* est australien.

6° *Plérandrinées :* Les *Plerandra* habitent les îles Fiji ; le genre *Octotheca*, la Nouvelle-Calédonie. Les *Pterotropia* sont spéciaux aux îles Hawaï ; les *Tetraplasandra* peuplent ces mêmes îles, mais se retrouvent en Nouvelle-Guinée (*T. paucidens*) et aux Célèbes (*T. Koordersii*). Enfin, le *Tupidanthus* habite l'Himalaya.

On a récolté des *Reynoldsia* aux Hawaï, à Samoa et à Tahiti.

Les *Gastonia* sont de l'Afrique orientale ; le *Sciadodendron excelsum*, de l'Amérique centrale.

7° *Mérytinées :* Les *Mérytinées* habitent un certain nombre des îles du Pacifique, mais ne se rencontrent pas dans le continent australien.

8° *Mackinlayinées :* Les *Mackinlayinées* sont localisées en Australie (*Mackinlaya*), à la Nouvelle-Calédonie (*Pseudosciadium*, *Apiopetalum*), aux Philippines et aux Célèbes (*Anomopanax*).

9° *Panacinées :* Les *Panax* peuplent l'Asie orientale et l'Amérique du Nord.

10° *Érémopanacinées.* — Les *Eremopanax* sont néocalédoniens ; le *Crepinella* provient de la Guyanne anglaise et le *Wardenia*, de Perak.

Pouvons-nous comprendre cette répartition en apparence désordonnée ?

Les différentes tribus que nous avons étudiées forment-elles des groupes homogènes, ou sont-elles constituées par des éléments polyphylétiques, comprenant des formes plus ou moins convergentes en des points les plus différents du globe ?

Si les séries que nous avons distinguées et que nous supposons homogènes (autant qu'une étude purement morphologique peut le permettre), le sont, en effet, elles doivent dériver d'ancêtres communs ; comment alors ont-elles pu arriver à peupler des régions si éloignées ?

La dissémination par le vent, par les animaux, ne doit pour ainsi dire pas nous occuper pour cette famille. Les fruits sont petits, peu recherchés par les animaux ; les graines, surtout, sont extrêmement délicates et perdent rapidement leur faculté germinative.

Seule, l'histoire de notre globe peut jeter une certaine clarté sur ces faits et permettre de donner une tentative d'explication à la distribution géographique de ces plantes.

Si nous considérons les Pseudopanacinées de la Nouvelle-Zélande, nous voyons, comme nous l'avons dit plus haut, que les *Pseudopanax* habitent également le Chili et la Patagonie, et qu'on trouve un *Nothopanax* en Tasmanie. Cette distribution n'a rien qui doive nous surprendre. On a signalé déjà de nombreuses affinités biologiques entre le Chili et la Nouvelle-Zélande. Parmi les végétaux supérieurs [1], Hutton (1884) mentionne 35 genres communs ; on a même signalé un certain nombre d'espèces communes : on peut citer des plantes de dunes comme le *Myosurus aristatus* (qui ne sort pas de ces deux pays), le *Colobanche subulatus*, des Cryptogames vasculaires, *Grammitis australis*, *Lycopodium magellanicum*, etc. La flore alpestre des deux régions a des genres spéciaux, comme les *Azorella* dont nous avons déjà parlé dans le courant de ce Mémoire. La faune présente également des ressemblances nombreuses : citons, notamment, d'après Von Ihering (1891) et Ortmann (1902), la famille des *Parastacidés*, Décapodes d'eau douce très caractéristiques. Parmi les Mollusques, on trouve des espèces d'*Unio* très voisines, ce genre se trouvant être le seul représentant de la famille des Naïadées ; l'ensemble des Mollusques terrestres et des Mollusques d'eau douce révèle des affinités étroites entre la Nouvelle-Zélande, le Chili et aussi l'Australie, les espèces du Chili n'ayant aucune affinité avec les

1. Nous ne pouvons parler des végétaux inférieurs, notamment des algues d'eau douce, beaucoup trop imparfaitement connues.

types africains (*Trochomorpha*, *Tornatellina*, *Cyclotus*, *Cyclophorus*, *Helicina*). On pourrait encore citer comme étroitement alliés les poissons d'eau douce (Günther) et les amphibiens, avec la famille des *Pelodryadæ* confinée à ces régions. Tous ces faits ont amené Hutton (1872), s'appuyant sur les données géologiques connues, à considérer ces pays comme étant autrefois unis en un vaste continent. De nombreux auteurs, Von Ihering (1891), Pilsbry (1894), Osborn (1900), Ortmann (1902), ont adopté une manière de voir analogue. Ces auteurs supposent généralement [1] que la Nouvelle-Zélande était en relation avec le Chili, par l'intermédiaire de la Nouvelle-Calédonie et de l'Australie, laquelle se trouvait réunie à un continent antarctique dont la Patagonie et le Chili formaient une sorte de presqu'île. Ortmann, notamment, se refuse à voir une communication directe du Chili et de la Nouvelle-Zélande par une latitude plus basse.

Cette manière de voir, consistant à nier une communication directe de la Nouvelle-Zélande avec le Chili, soulève des objections. Prenons pour exemple la répartition du genre *Placostylus*, d'après Hedley (1892). Les *Placostylus* sont des gastéropodes pulmonés, terrestres, souvent arboricoles, toujours abondamment récoltés par les voyageurs à cause de leur belle coquille. Or, Hedley constate que ce genre est représenté à la Nouvelle-Zélande, à la Nouvelle-Calédonie, aux Nouvelles-Hébrides, aux îles Salomon, aux Fiji. (Nous pouvons ajouter qu'un genre très voisin, *Orthalicus*, habite l'Amérique du Sud [2].) Constatant, d'autre part, l'absence de *Placostylus* en Australie, Hedley arrive à nier qu'il y ait jamais eu union entre l'Australie et la Nouvelle-Zélande : s'il y a des points de contact dans les formes vivantes des deux pays, c'est qu'ils ont eu une source commune d'immigrants, la Nouvelle-Guinée.

La répartition des Oligochètes, si bien étudiée par Beddard (1895), est également très significative : la Nouvelle-Zélande est beaucoup plus voisine, sous ce rapport, du Chili que de l'Australie. Il n'y a que très peu de genres communs à la

1. Nous renvoyons au travail d'Ortmann qui donne des cartes.
2. Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, et Hutton (1884).

Nouvelle-Zélande et à l'Australie : cette dernière a plutôt des affinités avec l'Asie méridionale et Madagascar. Au contraire les relations de la Nouvelle-Zélande et du Chili sont étroites : la famille des *Acanthodrilidæ* est très caractéristique.

Nous ne voulons pas tirer d'arguments de ce que les *Pseudopanax* qui existent au Chili, manquent en Australie, car en Tasmanie il existe une espèce qui est probablement un *Nothopanax*. Or, nous avons vu que la distinction des genres *Nothopanax* et *Pseudopanax* repose sur des différences très légères. On pourrait en revanche citer des genres, et même des espèces (*Myosurus aristatus*), qui existent au Chili et à la Nouvelle-Zélande, alors qu'ils manquent en Australie.

Si nous considérons, d'autre part, la tribu des *Mérytinées*, nous constatons que le genre *Meryta* est représenté à la Nouvelle-Zélande[1], à l'île Norfolk[2], à la Nouvelle-Calédonie[3], en Nouvelle-Guinée[4], à l'île de Yap[5], à l'archipel des Amis, à Samoa, dans les îles de la Société[6], l'archipel Cook[7], et qu'il manque en Australie. Comment comprendre l'absence en Australie de tous ces genres, dont l'aire d'extension est considérable, si l'Australie et la Nouvelle-Zélande ont été directement unies pendant de longues périodes ?

L'hypothèse d'un ancien *continent pacifique* faite par M. Haug (1900) répond à ces objections et explique très bien les affinités du Chili et de la Nouvelle-Zélande. Ces deux pays se trouvent sur l'extrême bordure de ce continent, dont la limite méridionale est peut-être indiquée par les îles Auckland, Campbell, Emerald, Macquary, Ballany, les terres Victoria, Alexandre Ier, Graham, les îles Shetland du Sud, Orcades du Sud, Sandwich du Sud, Géorgie, des États, la Terre de Feu.

Si la Nouvelle-Zélande a été reliée à l'Australie par l'intermédiaire de la Nouvelle-Calédonie, cette communication s'est faite vers le nord par la Nouvelle-Guinée et n'a été que

1. *Meryta Sinclairii* (Hook. f.) Semm.
2. *Meryta latifolia* (Endl.) Seem. et *M. angustifolia* (Endl.) Seem.
3. Sept espèces.
4. *Meryta colorata* Bayley.
5. *Meryta Senfftiana* Volks.
6. *Meryta lanceolata* Forst, *M. Drakeana* Nad., *M. mauruensis* Nadeaud.
7. *Meryta pauciflora* Hemsl.

momentanée, un profond géosynclinal séparant l'Australie de la Nouvelle-Zélande.

Wallace prétend expliquer les affinités entre ces régions par la persistance dans les continents du Sud, de types cosmopolites à une époque géologique antérieure. La répartition des poissons d'eau douce, des mollusques et des plantes se serait faite par les icebergs. Cette dernière hypothèse est assez invraisemblable. L'objection que lui oppose von Ihering est intéressante : cet auteur constate que, seules, les formes archaïques sont communes au Chili et à la Nouvelle-Zélande ; les genres représentés aux époques jurassique et crétacique, par exemple *Unio*, appartiennent aux deux régions, tandis que ceux dont l'apparition est tertiaire ont une aire plus restreinte. Si les icebergs expliquent la présence des formes communes, pourquoi auraient-ils seulement transporté les formes archaïques et pas les types d'apparition récente?

Le transport des Araliacées par les icebergs, ou par les oiseaux, est très improbable, étant donné que les graines perdent, nous l'avons déjà dit, très rapidement leur pouvoir germinatif.

Comment expliquer maintenant la présence des *Acanthopanax*, étroitement alliés avec les *Pseudopanax* sur la vieille masse continentale de l'Asie orientale.

Neumayr (1890), Koken (1893) et récemment encore Ortmann ont admis l'existence d'un continent jurassique sino-australien disparaissant au Crétacé. Cette hypothèse ne saurait être admise, la présence des chaînes montagneuses de l'Himalaya, Malacca, des îles de la Sonde, etc., indiquant la présence de profonds géosynclinaux primaires et secondaires. Au contraire, l'établissement d'une communication entre l'Asie orientale et la Nouvelle-Zélande à l'époque des plissements alpins est facile à concevoir[1].

L'introduction en Asie des types austraux comme les Pseudopanacinées se serait faite lors de cette communication. De ces types ancestraux seraient dérivés les *Acanthopanax*, de

1. Cette communication de l'Australie avec l'Asie orientale est généralement admise et explique la présence de types affines : *Helix* (Pilsbry), *Potamoninées* (Ortmann) et de diverses plantes.

port bien spécial, formes d'adaptation aux régions tempérées de la Chine.

L'origine des *Fatsia* d'une part, des *Astrotricha* et des *Stilbocarpa* d'autre part, est-elle la même? Ces genres font-ils partie du même phylum? C'est assez probable, ces plantes appartenant aux mêmes régions et ayant avec les précédentes de nombreux caractères morphologiques communs.

L'examen des plantes du groupe des *Polysciées* nous montre la localisation des genres voisins *Tieghemopanax*, *Kissodendron*, *Polyscias* sur l'emplacement de l'ancien continent australo-indo-malgache, ces genres atteignant du moins leur maximum de développement sur les restes de cet ancien continent.

Nous pouvons constater, à ce sujet, d'étroites relations entre la côte Est de l'Australie et la Nouvelle-Calédonie, ainsi que nous l'avons déjà indiqué tout au long dans une note précédente (1905). Les *Tieghemopanax* d'Australie sont étroitement rattachés aux *Tieghemopanax* néocalédoniens. La flore des deux régions présente de nombreuses affinités. Un géosynclinal profond sépare les deux régions : les sondages du *Bruat* ont révélé des fonds de 4390 mètres aux environs du cap Sandy (Australie) et de 3800 mètres au voisinage de la pointe Deverd (Nouvelle-Calédonie), la profondeur entre ces deux terres est rarement inférieure à 2000 mètres. MM. Deprat et Piroutet (1905) ont montré que des dépôts éocènes à *Orthophragmina* existent sur une partie de la côte occidentale de la Nouvelle-Calédonie, constatant ainsi l'existence ancienne de ce géosynclinal. La communication entre les deux terres devait se faire vers le nord et à une époque assez récente.

Les *Polyscias* se montrant très abondants à Madagascar et dans les îles de l'Afrique orientale, on est porté à considérer les ancêtres des Polysciées comme étant localisés sur l'ancien continent australo-indo-malgache [1]; ces plantes, persistant sur les débris de ce continent et évoluant différemment, auraient

1. Nombreuses sont les plantes caractérisant l'ancien continent australo-indo-malgache (*Hœtlera*, *Népenthées*, etc.). Ortmann n'admettait pas un ancien continent australo-indo-malgache. Mais, après avoir étudié la répartition des *Parastacidés*, des *Potamonidés* (*Potamoninés* et *Deckeniinés*) il conclut que Madagascar et l'Inde ont été directement unis.

abouti aux types génériques actuels : les fleurs à nombreux carpelles sont généralement malgaches (*Eupolyscias*), les fleurs en épis sur un type supérieur au type 5 sont propres à l'île Maurice (*Grotefendia*), les fleurs à ovaire bicarpellé sont austro-calédoniennes (*Tieghemopanax*).

Les *Céphalaraliées* sont localisées sur la côte orientale de l'Australie.

Les *Araliées*, bien différentes des genres précédents, appartiennent à l'Asie orientale et à l'Amérique du Nord. Cette répartition, que nous retrouverons dans d'autres Araliacées, conduit à envisager comme vraisemblable la communication entre le continent asiatique et l'Amérique du Nord par le détroit de Behring. La faible profondeur de ce détroit permet de supposer que de légères oscillations suffiraient à établir un isthme reliant l'Asie et l'Amérique. Osborn (1900) et Ortmann (1902) ont admis l'existence d'un tel pont de terre ferme dont la dislocation remonte (d'après Osborn) au milieu de l'époque pleistocène.

Les *Aralia* sont actuellement répartis dans toute l'Amérique du Nord, et dans l'Amérique centrale. Une espèce a même passé dans l'Amérique du Sud.

Parmi les *Schefflérinées* nous devons distinguer plusieurs groupes ; les *Tetrapanax* et *Echinopanax* habitent l'Asie orientale ; ce dernier genre, comme les *Aralia*, a passé dans l'Amérique du Nord.

La répartition des *Brassaiopsis* et des *Trevesia* s'explique d'elle-même : ces plantes se rencontrent (au moins certaines espèces) depuis l'Assam jusque dans les îles de la Sonde ; actuellement localisées dans les provinces montagneuses ; il est évident qu'elles ont passé d'une région à l'autre lorsque ces chaînes étaient complètement exondées.

La répartition des *Schefflera* est assez difficile à comprendre et nous confirme dans l'idée que ce genre n'est pas homogène. La grande affinité que présentent les espèces américaines (considérées autrefois comme formant des genres spéciaux, *Sciadophyllum* et *Actinophyllum*) avec les espèces africaines font considérer ce groupe comme appartenant à l'ancien continent africano-brésilien. Les *Schefflera* indo-malais

(*Heptapleurum*) doivent-ils être à nouveau séparés du genre de même que les espèces du Pacifique? C'est ce qu'une étude approfondie et détaillée du genre pourra seule nous dire.

La distribution du genre *Gilibertia*, très homogène, qui habite le Japon et l'Amérique du Sud tropicale, ne peut s'expliquer qu'avec l'hypothèse de l'ancien continent Pacifique.

Le genre *Didymopanax*, voisin des *Schefflera* dont il est probablement dérivé, est propre à l'Amérique du Sud.

Dans la tribu des *Hérédinées* la plupart des genres sont propres à la région indo-malaise; les uns ont une aire très restreinte, les autres se rencontrent dans toute la région. Cette répartition s'explique d'elle-même, comme nous l'avons vu pour les *Brassaiopsis* et les *Trevesia*.

Le Lierre, en revanche, s'il se rencontre dans l'Himalaya, ne descend pas au sud et s'étend dans l'Asie septentrionale et l'Europe; c'est, on le sait, la seule Araliacée européenne.

Les *Oreopanax* et les *Cussonia*, l'un propre à l'Amérique du Sud, l'autre africain, sont des genres, en somme, très voisins. Tous deux ont des fleurs sessiles sur un axe généralement renflé; le premier a des fleurs en capitule à ovaire multicarpellé (rarement bicarpellé), le second a des fleurs en épis à ovaire toujours bicarpellé. Ces genres se trouvent caractéristiques du continent africano-brésilien, et dérivent certainement d'une souche commune de plantes réparties sur cet ancien continent[1].

Les *Myodocarpinées* ont des genres très localisés, l'explication de leur distribution ne souffre aucune difficulté.

Les *Plérandrinées* sont probablement originaires du continent pacifique, la plupart des genres appartenant aux îles du Grand Océan. Les îles Hawaï possèdent en propre le genre *Pterotropia*. On y rencontre aussi des espèces de *Reynoldsia* et la plupart des espèces du genre *Tetraplasandra*. Les *Reynoldsia* nous indiquent des affinités avec les autres îles du Pacifique. Les *Tetraplasandra* nous révèlent des affinités avec

1. Nous n'avons pas à discuter ici l'existence de cet ancien continent, admise par tous les géologues aussi bien que par divers zoologistes. Von Ihering indique des affinités pour toute la faune d'eau douce; Ortmann signale les Décapodes de la famille des *Potamonidæ*, et Pellegrin (1904) les Poissons de la famille des *Cichlidés* comme caractéristiques de ce continent.

la Nouvelle-Guinée qui possède le *T. paucidens* et avec les Célèbes qui ont une espèce très voisine de celle de la Nouvelle-Guinée, *T. Koordersii*. Ces affinités, qui n'ont rien qui puisse surprendre, méritent d'être signalées, car les îles Hawaï sont très éloignées de toute terre et sont probablement isolées depuis fort longtemps ; on y trouve plus de 85 p. 100 de Dicotylédones endémiques.

Les autres Plérandrinées se trouvent également sur l'emplacement du continent Pacifique. Il n'est pas invraisemblable de penser que le *Sciadodendron excelsum*, de l'Amérique centrale, dérive d'ancêtres ayant peuplé ce continent.

Seul, le genre *Gastonia* appartient au continent austra-indo-indo-malgache ; mais il ne faut pas oublier que nous avons surtout placé ce genre dans les Reynoldsiées pour la commodité de la classification. Les *Gastonia* diffèrent assez notablement des autres Reynoldsiées, tandis qu'ils sont intimement liés aux *Polyscias* dont ils ne diffèrent que par la non-articulation du pédoncule floral.

Les *Mérytinées*, dont nous avons étudié incidemment la répartition à propos des Pseudopanacinées, appartiennent à l'ancien continent Pacifique.

Les *Mackinlayinées*, habitant la Nouvelle-Calédonie, l'Australie, les Célèbes et les Philippines, ont une répartition que nous comprenons de suite. Nous avons admis, en effet, l'union momentanée de la Nouvelle-Calédonie avec l'Australie en étudiant les Polysciées et l'union de la Nouvelle-Zélande (par la Nouvelle-Calédonie) avec l'Asie orientale en étudiant les Pseudopanacinées ; les plissements des chaînes alpines permettent de comprendre ces relations momentanées, alors que les continents Pacifique et australo-indo-malgache étaient déjà en partie effondrés. L'aire relativement restreinte des *Mackinlayinées* et leur différenciation, font penser que ces genres sont d'apparition relativement récente.

Les *Panacinées* ont une distribution en Asie orientale et en Amérique du Nord qui s'explique comme celle des *Araliées* ou des *Echinopanax*.

Les *Érémopanacinées* habitent la région Malaise et la Nouvelle-Calédonie. La présence de *Crepinella* dans la Guyane

anglaise nous confirme dans l'idée que ce genre dérive des *Schefflera* et n'appartient pas au groupe des *Eremopanax*.

L'histoire des anciens continents nous permet donc de comprendre la répartition géographique actuelle des Araliacées. La flore de ces continents peut être résumée comme il suit :

1° Le continent Pacifique était caractérisé surtout par la présence des Pseudopanacinées. Les Mérytinées, diverses Schefflérinées et les Plérandrinées doivent dériver d'ancêtres habitant ce continent.

2° Le continent australo-indo-malgache possédait un groupe, ancêtre des *Polysciées*, duquel dérivent probablement les Céphalaraliées.

3° Le continent africano-brésilien était peuplé par des plantes d'où sont sortis les genres très voisins *Cussonia* et *Oreopanax* ; les *Schefflera* (groupes *Sciadophyllum*, *Actinophyllum*, *Astropanax*) caractérisent également ce continent. Les *Didymopanax* doivent également provenir de la souche des *Schefflera* brésiliens.

4° Le continent sino-sibérien peut être caractérisé par la présence d'*Araliées* et de *Panacinées*.

5° Le continent nord-atlantique est dépourvu d'Araliacées.

Les modifications, qui ont abouti à la destruction des anciens continents et à la configuration actuelle de notre globe, ont, comme cela se conçoit, changé l'ancienne distribution et établi des échanges entre les différentes régions.

Les plissements alpins permettent de comprendre l'introduction des Pseudopanacinées en Asie orientale ; la communication récente entre l'Asie et l'Amérique du Nord explique l'introduction des Araliées et Panacinées dans cette dernière région déjà séparée de l'Europe. La communication momentanée de Madagascar avec l'Afrique permet de concevoir l'introduction dans la grande île de types africano-brésiliens, de même que le passage en Afrique d'éléments malgaches.

L'Inde et même l'archipel Malais comprennent actuellement, on le conçoit aussi, des éléments des continents pacifique, australo-indo-malgache et parfois du sinosibérien. Le Lierre est, peut-être, un type d'adaptation à nos régions tempérées, dérivé des formes de l'Inde.

Cette tentative d'explication de la distribution géographique, nous semble être la seule qui puisse donner satisfaction à l'esprit, et qui s'appuie en même temps sur des hypothèses introduites récemment dans la science généralement admises et basées sur de nombreux faits.

Un autre intérêt s'attache à l'étude de cette répartition, car une étude détaillée pourrait fournir des indications précieuses sur la phylogénie du groupe.

Prenons par exemple la Nouvelle-Calédonie ; nous trouverons dans cette île, à côté de genres de grande extension comme les *Heptapleurum*, les *Tieghemopanax*, les *Meryta*, des genres comme les *Myodocarpus* qui sont endémiques, très abondants. Ce genre très différencié doit donc être considéré comme étant d'apparition récente, comme s'étant formé après l'isolement de l'île, peut-être aux dépens de formes plus simples comme les *Delarbrea* qui se retrouvent en Nouvelle-Guinée.

De même les genres, si spéciaux et si aberrants, qu'on trouve aux îles Hawaï, doivent s'être différenciés après l'isolement déjà ancien de ces îles.

Nous pourrions multiplier ces exemples, mais nous préférons, dans le présent travail, nous borner à appeler l'attention sur ce fait. Il ne faudrait naturellement pas trop généraliser, car il est possible que certains genres assez localisés, comme les *Tupidanthus* de l'Inde, soient au contraire en voie de régression.

RÉSUMÉ.

Nous nous bornerons à résumer, dans une série de tableaux, les principales particularités de structure que nous avons rencontrées dans l'appareil végétatif des Araliacées.

Tige.

La structure de la tige est très constante : l'épiderme simple, à cuticule souvent épaisse, recouvre une écorce différenciée en deux couches : la couche externe forme un collenchyme continu; la couche interne est parenchymateuse et présente souvent des canaux sécréteurs. Le péricycle est différencié, par places, en arcs fibreux plus ou moins épais, distincts ; il possède toujours des canaux sécréteurs. Le périderme est toujours d'origine sous-épidermique (sauf chez *Echinopanax*).

Les principales variations dans la structure de la tige peuvent être résumées dans le tableau suivant :

A. — *Moelle pourvue de canaux sécréteurs.*

I. Pas de faisceaux médullaires.

Canaux épars dans toute la moelle.	Bois secondaire avec poches sécrétrices dans les rayons		*Arthrophyllum.*
	Bois secondaire dépourvu de poches sécrétrices.	1. Canaux médullaires extrêmement nombreux et de diamètre considérable; des canaux dans le collenchyme; arcs péricycliques peu épais	*Eremopanax.*
		2. Canaux médullaires grands; pas de canaux dans le collenchyme; arcs péricycliques peu épais	*Tieghemopanax Pancheri.*
		3. Canaux médullaires très petits; fibres péricycliques en arcs nombreux et épais, différenciés très tôt ; pas de canaux libériens	*Anomopanax.* *Pseudosciadium.* *Mackinlaya.*
		4. Canaux médullaires petits; fibres péricycliques en arcs peu épais et différenciés tardivement	*Tupidanthus.* *Cuphocarpus.*

Canaux localisés à la périphérie de la moelle.

- **Plusieurs cercles de canaux.**
  - Des canaux dans le péricycle complètement lignifié........................ *Harmsiopanax.*
  - Des canaux dans le péricycle non totalement lignifié.
    - 1. Des canaux dans le collenchyme et dans le liber... *Cheirodendron.*
    - 2. Pas de canaux dans le collenchyme :
      - α. Des canaux libériens; péricycle avec îlots fibreux très réduits; écorce avec canaux nombreux, larges. *Meryta.*
      - β. Canaux dans un liber stratifié; canaux de faible diamètre, peu nombreux dans l'écorce............ *Pentapanax.*
      - γ. Pas de canaux libériens; arcs fibreux péricycliques. *Myodocarpus.*
- **Un seul cercle de canaux.**
  - Des canaux dans le collenchyme....... *Didymopanax lucumoides. Gilibertia.*
  - Pas de canaux dans le collenchyme.
    - Des canaux libériens; canaux médullaires très petits.... Esp. d'*Acanthopanax. Hedera.*
    - Pas de canaux libériens..... *Schefflera.* Esp. de *Cussonia.*

II. Des faisceaux médullaires........................... *Aralia.*

B. — *Moelle dépourvue de canaux sécréteurs.*

I. Des faisceaux cribro-vasculaires médullaires........... *Aralia.*

II. Pas de faisceaux médullaires.

Pas de canaux dans l'écorce.

- *a.* Des canaux libériens.
  - 1. Plante petite, couverte de nombreux poils étoilés................................. *Astrotricha.*
  - 2. Plante ne possédant pas de nombreux poils étoilés. Tige grande. Des fibres péricycliques. *Fatsia.*
- *b.* Pas de canaux libériens.
  - Des fibres péricycliques, plante glabre......... *Cephalaralia.*
  - Pas de fibres.
    - Plante velue................ *Sciadopanax.*
    - Plante glabre............... *Polyscias lancæfolia.*

Des canaux dans l'écorce.

- *a.* Des canaux libériens.
  - 1. Bois secondaire très homogène où l'on ne distingue pas nettement des vaisseaux et des fibres.................................. *Nothopanax* sect. *Micropanax.*
  - 2. Bois secondaire formé nettement de vaisseaux et de fibres.
    - α. Canaux dans le collenchyme. Pas de fibres péricycliques........................... *Nothopanax Edgerleyi.*
    - β. Pas de canaux dans le collenchyme. Des fibres péricycliques.
      - + Canaux petits...................... Esp. de *Nothopanax. Pseudopanax. Acanthopanax.*

Des canaux dans l'écorce.

++ Canaux très larges .... *Tieghem. Weinmanniæ. Gamblea.*

b. Pas de canaux libériens.
Moelle extrêmement développée; canaux petits.. *Trevesia.*
Moelle non extrêmement développée.
Tige couverte de nombreux piquants. Grands canaux corticaux .... *Echinopanax.*
Tige inerme. Les faisceaux foliaires parcourent l'écorce suivant un ou plusieurs entre-nœuds .... *Oreopanax.*

Feuille.

1° *Pétiole.* — La feuille prend toujours à la tige un grand nombre de faisceaux (sept dans la grande majorité des cas). Les faisceaux se divisent et se ramifient diversement, de sorte que la structure du pétiole fournit, par ses variations, des indications précieuses pour la classification. Sans décrire tous les caractères qui permettent souvent de reconnaître les espèces, nous donnons dans le tableau suivant les principaux types :

A. Faisceaux disposés suivant un cercle avec liber extérieur et bois intérieur.
1. Canaux sécréteurs isolés, les uns à l'extérieur, les autres à l'intérieur des faisceaux, et dans leur plan médian .... *Acanthopanax.*
2. Canaux sécréteurs n'ayant pas la disposition précédente.
α. Des canaux dans le collenchyme.
Faisceaux nombreux contigus, canaux petits .... *Fatsia.*
Faisceaux espacés, semi-circulaires. Des canaux dans le parenchyme central .... *Cheirodendron.*
β. Pas de canaux dans le collenchyme.
Un anneau libéroligneux développant des formations secondaires abondantes.
Canaux épars dans le parenchyme central. Écorce épaisse. *Delarbrea.*
Pas de canaux dans le parenchyme central. Écorce mince. *Tieghemopanax fruticosus.*
Pas de formations secondaires abondantes.
Pas de lacune .... *Pseudopanax, Nothopanax.*
Lacune centrale.
Faisceaux inégaux, confluents, au moins par leur liber, en un anneau onduleux. Une lacune centrale .... *Macropanax.*
Faisceaux largement séparés, semi-circulaires, disposés tout contre une lacune centrale .... *Echinopanax.*

B. Faisceaux non disposés en un seul cercle.
a. Un cercle externe de faisceaux normaux avec un parenchyme central très large dans lequel on observe un petit faisceau libéroligneux.
1. Faisceaux petits, espacés; écorce très mince.... *Anomopanax.*

2. Faisceaux contigus, développant des formations secondaires; écorce assez épaisse pourvue de canaux sécréteurs nombreux.................... *Pseudosciadium.*

b. Un cercle externe de faisceaux normaux et un cercle interne, rapproché, et régulier de faisceaux inverses.

1. Faisceaux du cercle externe rapprochés et développant d'abondantes formations secondaires.. *Arthrophyllum.*

2. Faisceaux dépourvus de formations secondaires. { *Aralia.* *Pentapanax.* *Kissodendron.* }

c. Plusieurs cercles de faisceaux normaux.

1. Des canaux sécréteurs entre les cercles de faisceaux; faisceaux en deux ou trois cercles distants et recouverts de fibres à parois très minces. *Cussonia.*

2. Pas de canaux sécréteurs entre les faisceaux; faisceaux en deux cercles très rapprochés et recouverts de fibres à parois épaisses.

α. Faisceaux internes contigus avec les faisceaux externes et recouverts d'arcs fibreux très épais. Parenchyme central très développé et possédant des canaux sécréteurs... *Heteropanax.*

β. Faisceaux internes dépourvus d'arcs fibreux épais, beaucoup plus petits que les faisceaux externes, et non contigus avec eux. Parenchyme central dépourvu de canaux sécréteurs.................................. *Gamblea.*

d. Faisceaux externes normaux; faisceaux internes diversement orientés.

Un cercle extérieur de faisceaux avec faisceaux épars dans tout le parenchyme central.

- Collenchyme discontinu.
  - Collenchyme interrompu suivant des espaces lenticulaires où il est remplacé par du parenchyme bourré de chlorophylle et de màcles.................. *Mérytlinées.*
  - Collenchyme interrompu vis-à-vis de sillons longitudinaux.................. *Tetraplasandra Kauaiensis.*
- Collenchyme continu.
  - Faisceaux internes disposés assez régulièrement suivant deux ou trois cercles concentriques (jusqu'au centre) alternant avec des canaux sécréteurs très grands...................... { *Dizygotheca.* *Octotheca.* }
  - Faisc. internes disposés irrégulièrement jusqu'au centre.
    - Faisceaux externes et internes dépourvus de fibres.
      - Collenchyme extrèmem. épais, pl. glabre..... *Eremopanax.*
      - Collenchyme peu épais, pl. velue. Esp. de *Sciadopanax.*
    - Faisceaux (au moins les externes) pourvus d'arcs fibreux......... { *Polyscias.* *Cuphocarpus.* *Tieghemopanax.* }
    - Faisceaux groupés au moins deux par deux en cordons différenciés, séparés par du parenchyme à parois minces................ { *Apiopetalum.* Esp. de *Didymopanax.* Esp. de *Boerlagiodendron.* }

- Faisc. rapprochés en un anneau périphérique (formé de plusieurs couches de faisc.) autour d'un parenchyme plus ou moins large, souvent lacuneux.
  - Un cercle externe festonné formé de faisceaux contigus, confluents, ou faisceaux étant de deux en deux plus profondément situés (deux cercles très rapprochés)....
    - Des faisceaux inverses.
      - Faisceaux externes non confluents.. Nombr. *Schefflera.*
      - Faisceaux externes confluents ...... *Oreopanax* (*digitatæ*).
    - Pas de faisceaux inverses. Faisceaux externes confluents.. *Oreopanax* (*lobatæ*).
  - Cercle externe non festonné.
    - Faisceaux externes espacés. Écorce épaisse avec une mince couche de collenchyme. Une grande lacune centrale .... *Tetrapanax.*
    - Faisceaux externes rapprochés. Pas de lacune centrale. Faisceaux internes petits et irrégulièrement disposés........
      - Écorce épaisse.
        - Canaux petits (10-20 μ)........... *Mackinlaya.*
        - Canaux grands (40-50 μ)........... *Tupidanthus.*
      - Écorce mince............... *Trevesia.*
    - Faisceaux externes rapprochés. Un cercle de faisceaux internes aussi grands que les externes et diversement orientés........................ *Brassaiopsis.*

Comme nous l'avons vu, un grand nombre de ces Araliacées développent d'abondantes formations secondaires, et produisent même du liège et des lenticelles sur leur pétiole. Il est souvent presque impossible de reconnaître dans ces pétioles un plan de symétrie, quand les formations secondaires sont développées.

2° *Limbe.* — La structure du limbe est également assez variable et peut fournir quelques indications spécifiques. La structure et la disposition des faisceaux dans le pétiolule et la nervure médiane sont variables, souvent dans un même genre : les faisceaux peuvent tantôt former une petite bande vasculaire, tantôt un anneau complet, tantôt enfin être épars dans la nervure. La présence de renflements aquifères sur la nervure médiane est caractéristique de la tribu des Mérytinées. La présence d'un exoderme différencié est assez fréquente : cet exoderme existe généralement dans toutes les feuilles coriaces ; il y a pourtant des espèces à feuilles épaisses, très coriaces, comme le *Tieghemopanax Pancheri* qui sont dépourvues d'un tel exoderme, et d'autres à feuilles très minces dans lesquelles cet exoderme forme une assise continue sous l'épiderme supérieur. La disposition de l'appareil sécréteur est également intéressante : la présence de poches sécrétrices dans le limbe est

spéciale au genre *Gilibertia*. Parfois l'appareil sécréteur de la feuille est réduit, les canaux se terminant assez bas dans la nervure médiane (*Pseudopanax*, *Panax*). Les stomates que nous avons examinés dans un grand nombre de limbes sont *toujours* localisés sur la face inférieure ; ils n'offrent aucune particularité remarquable, et on ne saurait tirer parti de l'épiderme pour la classification, sauf de la présence et de la structure des poils. Sans entrer dans le détail de ces variations, nous résumerons par le tableau suivant les différents caractères que peut présenter le limbe.

A. Limbe pourvu de poches sécrétrices.................... *Gilibertia.*
B. Limbe dépourvu de poches sécrétrices.
  a. Nervure principale pourvue d'un petit arc libéroligneux.
    1. Tissu palissadique non interrompu au-dessus de la nervure médiane........................... *Tieghemopanax Weinmanniæ.*
    2. Tissu palissadique interrompu au-dessus de la nervure médiane.
      α. Un exoderme collenchymateux............. *Cheirodendron.*
      β. Pas d'exoderme collenchymateux. { *Acanthopanax*, esp. de *Nothopanax*, esp. de *Tieghemopanax* (*suborbicularis*, *decorans*), esp. de *Sciadopanax*, d'*Aralia*, de *Panax*, de *Cussonia*, etc.
  b. Nervure principale avec faisceaux formant un anneau.
    1. Un exoderme collenchymateux. {
      existant sur les deux faces et lignifié ; faisceaux en deux arcs superposés.................. *Schefflera Humblotiana.*
      existant sur la face supérieure seulement; non lignifié. {
        Appareil sécréteur peu développé... *Pseudopanax.*
        Appareil sécréteur dans toutes les nervures....... Esp. d'*Oreopanax*, *Mesopanax*, certains *Schefflera*, etc.
    2. Pas d'exoderme collenchymateux............... Div. *Schefflera*, *Polyscias*, etc.
  c. Nervure principale avec faisceaux nombreux, épars.
    1. Des renflements aquifères; faisceaux épars à l'intérieur d'un cercle régulier de faisceaux normaux.. *Mérytinées.*
    2. Nervure n'ayant pas la structure précédente.
      α. Limbe pourvu de dents glanduleuses....... *Apiopetalum.*
      β. Limbe dépourvu de dents glanduleuses :
        Un exoderme collenchymateux.. {
          Faisceaux épars....... *Myodocarpus*, etc.
          — groupés.... *Mackinlaya.*
        Pas d'exoderme.. { *Pseudosciadium*, divers *Tieghemopanax* (*microbotrys*, *pulchellus*, *reflexus*), *Brassaiopsis*, *Eremopanax*, etc.

Le tableau suivant aurait pu être poussé très loin jusqu'à l'espèce, si nous avions tenu compte de la disposition des faisceaux, de celle des canaux sécréteurs, du diamètre de ces canaux, de l'épaisseur des cuticules, de la forme des poils, etc.

Il serait possible, en superposant les tableaux précédents, de tracer une clef dichotomique qui nous amènerait, dans la plupart des cas, aux différents genres.

L'introduction des caractères de structure dans la classification est donc très utile pour le groupement systématique des genres. Si nous avions fait une monographie de la famille, nous aurions pu décrire et caractériser anatomiquement la plupart des espèces.

Nous avons ainsi été amené à distinguer dans les Araliacées, dix tribus, dont nous donnons ci-dessous les caractères généraux [1] :

Pseudopanacinées. — Fleurs presque toujours articulées, pentamères. Androcée isostémone. Ovaire 2-5-loculaire. Albumen non ruminé. Feuilles composées-palmées avec un seul cercle de faisceaux libéroligneux dans le pétiole. Tige à péricycle pourvu d'arcs fibreux peu développés. Des canaux sécréteurs libériens. Moelle dépourvue de canaux sécréteurs ou à canaux localisés tout contre les pointes ligneuses. Canaux à diamètre petit.

Polysciinées. — Fleurs articulées 4-11-mères. Androcée isostémone. Ovaire 1-11-loculaire. Albumen non ruminé. Feuilles composées-pennées.

Schefflérinées. — Fleurs non articulées 5-15-mères. Androcée isostémone. Ovaire 2-15-loculaire. Albumen non ruminé. Feuilles composées-palmées ou simples avec plusieurs cercles de faisceaux dans le pétiole, pourvu le plus souvent d'une grande lacune centrale.

Hédérinées. — Fleurs articulées ou non, généralement pentamères. Androcée isostémone. Ovaire 2-10-loculaire. Albumen ruminé par digestion.

Myodocarpinées. — Fleurs articulées, 5-mères, pétales toujours imbriqués, calice à pièces largement développées. Ovaire

1. Nous ne donnerons que les caractères anatomiques communs à toutes les plantes d'une tribu.

biloculaire. Feuilles composées-pennées ou simples. Fruits pourvus de poches sécrétrices. Albumen non ruminé.

Plérandrinées. — Sous-tribu des *Plérandrées* : Fleurs non articulées à ∞ étamines et nombreux carpelles. Albumen non ruminé.

Sous-tribu des *Reynoldsiées* : Fleurs non articulées, 5-*n*-mères, jusque dans leur ovaire. Albumen non ruminé. Feuilles composées-pennées.

Mérytinées. — Fleurs non articulées, sessiles, dioïques. Albumen non ruminé. Feuilles simples, très allongées, avec pétiole pourvu d'un cercle externe de faisceaux à l'intérieur duquel de nombreux faisceaux sont épars. Collenchyme fréquemment interrompu. Renflements aquifères sur la nervure médiane.

Mackinlayinées. — Fleurs à pétales ongulés, pentamères; albumen non ruminé. Tige à péricycle pourvu d'arcs fibreux très épais; petits canaux sécréteurs épars dans toute la moelle.

Panacinées. — Fleurs articulées en ombelles simples; un seul verticille de feuilles composées-palmées.

Érémopanacinées. — Fleurs non articulées, pentamères, à ovaire uniloculaire. Feuilles souvent simples et opposées dans les régions florifères.

Ces tribus, homogènes, pourraient être réunies en groupes plus importants ; mais, par cela même, ces groupes deviendraient de plus en plus artificiels, ne possédant que des caractères généraux minimes. Des plantes très voisines pourraient se trouver séparées, suivant qu'on aurait fait appel à la forme des pétales, à la préfloraison de la corolle, à l'articulation de la fleur, etc. La famille est, en résumé, beaucoup trop compacte pour qu'on puisse y distinguer deux ou trois grandes tribus, avec la seule connaissance de la morphologie des adultes.

L'étude du développement pourrait peut-être guider pour la constitution de grandes tribus naturelles dans lesquelles on pourrait grouper les séries précédentes.

Dans le présent travail nous n'avons fait qu'esquisser dans ses grandes lignes une classification des Araliacées. Maintenant

que nous connaissons la position et les relations d'ensemble des divers genres, il nous reste à étudier dans le détail chacune des tribus avec tous ses représentants.

CONCLUSIONS

L'étude de la structure de la plupart des genres d'Araliacées nous a fait connaître certains caractères intéressant la botanique générale, et nous a montré que l'anatomie pouvait être utilement appliquée à la systématique de la famille.

Nous avons pu améliorer la classification, soit en constituant des groupements homogènes de genres, soit en ajoutant des caractères précis à la diagnose des genres, soit en rectifiant la position d'un certain nombre d'espèces critiques.

La systématique proprement dite sortant des limites de ce travail, nous n'avons pas entrepris de décrire les espèces nouvelles que nous possédons ; nous nous sommes borné à introduire sept genres nouveaux dans la nomenclature et à mentionner une série d'espèces publiées dans des travaux antérieurs.

Enfin, nous avons étudié la répartition géographique des Araliacées et pouvons conclure que l'explication de cette répartition doit être cherchée dans l'histoire de notre globe.

Note ajoutée pendant l'impression.

Pendant l'impression de ce Mémoire, nous avons reçu, de l'amabilité de M. le professeur U. Martelli, un travail très important de M. V. Calestani : « Contributo alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa ».

L'auteur expose, en quelques pages, ses vues d'ensemble sur les Ombellifères et sur les Araliacées qui, pour lui, ne sont qu'une simple tribu : les *Aralinées*.

Bien qu'une étude des *Aralinées* sorte des limites de son travail, l'auteur, se rendant compte de l'insuffisance des classifications antérieures, propose de subdiviser les Aralinées en *Plérandrées*, *Osmoxylées*, *Mérytées*, *Schefflérées*, *Hédérées*, *Mackinlayées*, *Araliées*, *Myodocarpées*.

L'auteur ne s'étant occupé qu'accessoirement de cette question, on conçoit que quelques points soient à reprendre dans sa classification.

Les caractères importants tirés soit de la nature de l'albumen, soit du pédoncule floral, sont complètement négligés.

Ses *Osmoxylées* se trouvent caractérisées par la seule forme de l'inflorescence; ses *Schefflérées* et ses *Hédérées* sont séparées par la nature du fruit qui serait une drupe dans le premier cas, une baie dans le second. Nous savons que cette distinction ne repose que sur des observations inexactes des anciens auteurs.

M. Calestani modifie à tort la compréhension de certains genres : il range les *Kalopanax*, *Acanthopanax*, *Pseudopanax*, *Cheirodendron, Eleutherococcus*, dans le seul genre *Polyscias* qui devient ainsi très hétérogène.

Trois genres nouveaux sont proposés (en note, p. 100) : le *Sciadophyllum quindiuense* devient type d'un genre *Cotylanthes* à cause des pétales à suture indistincte, du disque concave et du fruit hémisphérique; on ne saurait tenir compte de ces caractères; la corolle est, on le sait, toujours morphologiquement dialypétale; la forme du disque et du fruit sont souvent variables dans un même genre et ne peuvent donner lieu qu'à des caractères spécifiques.

L'*Astrotricha pterocarpa*, type de notre section *Phragmocarpæ,* devient le genre *Hexocenia*. L'*Eremopanax Vieillardi* devient, à cause de la forme de son noyau, le type d'un genre *Nesodoxa*.

Nous ne pensons pas que ces trois genres méritent d'être distingués.

L'ensemble du Mémoire de M. Calestani est, du reste, des plus intéressants et contient des renseignements précieux sur les Ombellifères d'Europe.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1862. Baillon (H.), Deuxième mémoire sur les Loranthacées, *in Adansonia*, III, p. 80.
1878. Id., Sur les caractères généraux des Araliacées. *Bull. mens. de la Soc. linn. de Paris*, 1878, p. 179-181.
1879 *a*. Id., Recherches nouvelles sur les Araliées et sur la famille des Ombellifères en général. *Adansonia*, XII, p. 130.
1879 *b*. Id., Histoire des Plantes. Ombellifères, t. VII, p. 151.
1892. Barber, On the nature and development of the Corky excressences on Stems of Zanthoxylum. *Ann. of Bot.*, VI, 1892.
1830. Bartling, Ordines naturales plantarum.... p. 237-238.
1878. Beccari, Malesia, raccolta di osservazioni botaniche intorno alle piante dell' Arcipelago e papuano. Genova, 1878.
1895. Beddard (F. E.), A Text-Book of Zoogeography.
1840. Bennett et R. Brown, Plantæ javanicæ rariores, p. 126.
1864. Bennett (G.), Observations on the Rice paper Tree; its introduction and naturalization in Sydney, N. S. Wales. *Journ. of Bot.*, II, p. 309.
1867. Bentham et Hooker, Genera plantarum, t. I, p. 931.
1887. Boerlage, Revision de quelques genres des Araliacées de l'archipel Indien. *Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, VI, p. 97-128.
1890. Id., Handleiding tot der Kenniss der Flora van Nederlandsh Indië (Brill-Leyde).
1903. Bommers, Les causes d'erreur dans l'étude des empreintes végétales. *Nouv. mém. Soc. belge de Géologie*. Bruxelles, n° 1, p. 6.
1887. Borzi, Di alcune lenticelli fogliari. *Malpighia*, t. I, p. 219.
1861. Brongniart et Gris, Note sur un genre nouveau d'Ombellifères de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Soc. bot. France*, VIII, p. 121. Voy. aussi *Ann. Sc. nat.*, V, t. I, p. 279.
1865. Id., Sur quelques Ombellifères de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Soc. bot. France*, XII, p. 270, et *Ann. Sc. nat.*, V, t. III, p. 232.
1878. Brunaud (F.), Liste des plantes phanérogames et cryptogames croissant spontanément aux Saintes. *Actes de la Soc. linn. de Bordeaux*, XXXII.
1892. Brown (N.-E.), Dizygotheca, *in Bull. of miscellaneous information*, Kew, p. 197.
1864. Buchenau (F.), Zur Morphologie von Hedera Helix. *Botanische Zeitung*, XXII, p. 233, 1 pl., 34 fig.
1897. Burck (W.), Sur les Diptérocarpées des Indes néerlandaises. *Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, VI, p. 154.
1850. De Candolle (A. P.), Prodrome. Ordre XCIII, t. IV, p. 251-266.
1879. De Candolle (C.), Anatomie comparée des feuilles. *Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève*, t. XXVI, 2, p. 442.
1901. Carse (H.), On the occurence of Panax arboreum as an epiphyte on the stems of Tree ferns in the Mauku District. *Trans. and Proc. of the New Zealand Institut*, XXXIV, p. 359.

1878. CEDERVALL, Undersökningar öfver Araliaceernas stam. *Aftryck ur Lunds Universitets Årsskrift*, XIV.
1583. CESALPIN, De plantis libri, XVI.
1867. CHALON, Anatomie comparée des tiges ligneuses dicotylédones. *Bull. Soc. roy. de Belgique*, t. VI, p. 42-44.
1884. COURCHET, Étude anatomique des Ombellifères. *Ann. Sc. nat Bot.*, VI, t. XVII, p. 107.
1854. DECAISNE et PLANCHON, Esquisse d'une monographie des Araliacées. *Rev. horticole*, p. 104-109.
1905. DEPRAT et PIROUTTET, Sur l'existence et la situation anormale de dépôts éocènes en Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, 16 janvier 1905, p. 158.
1897. DIELS (L.), Vegetations Biologie von Neu-Seeland. *Engler, Botanisch. Jahrbücher*, XXII, p. 202.
1825. DON (D.), Prodromus Floræ Nepalensis.
1889. DOULIOT (H.), Recherches sur le périderme. *Ann. Sc. nat.*, VII, t. X, p. 369-370.
1897. DRAKE DEL CASTILLO, Sur les Araliées des îles de l'Afrique orientale. Morot, *Journ de Bot.*, t. XI.
1897. DRUDE, Umbelliferæ. *Naturl. Pflanzenf.*, III, 8, p. 111.
1904. DUBARD (M.) et VIGUIER (R.), Revision du genre Myodocarpus. *Bull. du Jardin colonial*, III, n° 6, p. 694.
1902. DUCAMP (L.), Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, VIII, t. XV, p. 311-402.
1840. ENDLICHER, Genera plantarum.
1903. ENGLER, Syllabus der Pflanzenfamilien, p. 171.
1877. ERIKSSON, Ueber das Urmeristem der Dicotylen Wurzeln. *Pringsh. Jahrb.* XI, p. 380-436.
1904. ERRERA, Une leçon élémentaire sur le Darwinisme, 2e édition.
1882. FÖRSTE, Dichogamy of umbelliferæ. *The Botanical Gazette*, VII. Crawfordville, 1882, n° 6.
1775. FORSTER (J.), Characteres gen. Plantarum.
1889. FRANCHET, Mission scientifique du cap Horn, t. V, Botanique, Phanérogames.
1896. ID., Araliacæ, Cornacæ et Caprifoliacæ novæ e flora sinensi. Morot, *Journ. Bot.*, X, n° 18, p. 301.
1791. GAERTNER. Fruct. II, 472
1880. GODFRIN, Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880.
1854. GRAY, ASA. Bot. Un. st. expl. Exped., I, p. 729-733.
1858. GRISEBACH, *Sciadodendron*, in *Bonplandia*, VI, p. 7.
1894. HARMS, Araliacæ, *in* ENGLER et PRANTL, *Natürlich. Pflanzenfamilien*, III, 8, p. 1.
1895. ID., Ueber das Vorkommen durchsichtiger Punkte in den Blättern gewisser Araliaceen. — Kneucker, *Allgem. Zeitschr. für Syst., Florist., Pflanzengeog.*, n° 6.
1895. ID., Zur Kenntniss der cultivirten Arten der Gattung Acanthopanax. *Gartenflora*, XLIV, p. 477.
1896. ID., Zur Kenntniss der Gattungen Aralia und Panax. *Engl. Jahrb.*, XXIII, p. 1-23.
1897. ID., Ueber cultivierte Aralien. *Gartenflora*, XLVI, p. 450.
1899. ID., Araliaceæ africanæ. *Engl. Bot. Jahrb.*, XXVI, p. 240.
1901. ID., Araliacées, *in* DIELS, Die Flora von Central China. *Engl. Jahrb.*, XXIX, 1901, p. 485.
1902. ID., Araliaceæ africanæ. *Engl. Bot. Jahrb.*, XXXIII, p. 182.

1904. Harms, Anomopanax ; eine im Herbar des Mus. Bot. Hort. Bogoriensis entdeckte neue Araliaceen Gattung. *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*. XIX, p. 13.
1905. Id., Araliacées, *in* Diels, Beiträge zur Flora des Tsin ling shan, etc. *Beibl. zu den Bot. Jahrb.*, n° 82, XXXVI.
1900. Haug (E.), Les Géosynclinaux et les Aires continentales.......... (*Bull. Soc. géolog. France*, III, 28, p. 617).
1892. Hedley (C.), The range of Placostylus ; a study in ancient Geography. *Proceed. linn. Soc. of N. S. W.*, 2e série, t. VII, p. 335.
1886. Hegelmaier, Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. *Botan. Zeitung*, p. 591.
1888. Hillebrand, Flora of the Hawaïan Islands. London.
1856. Hooker f. et Thomson, *Tupidanthus*, in Hook, *Bot. Mag.*, t. 4908.
1892. Houlbert (C.), Sur la valeur systématique du bois secondaire. *C. R.*, 21e sess. de l'*AFAS*, Pau.
1872. Hutton (F. W.), On the Geographical Relations of the New Zealand Fauna. *Transact. N. Z. Institute*, V, p. 227.
1884. Id., On the Origin of the Fauna and Flora of New Zealand. *Annals and Magaz. of Nat. History*, 5e série, t. XIII, p. 425.
1895. Ichimura, On the Anatomy of the seed of Aralia quinquefolia var. Ginseng (en japonais, avec figures). *Botanic. Magazine Tokyo*, IX, n° 8, p. 131.
1891. Jhering (H. von), On the ancient Relations between New Zealand and South America. *Transact. New Zeal. Institute*, XXIV, p. 431.
1789. Jussieu (Al.), *Genera plantarum*, p. 217.
1816. Id. *Dictionnaire des Sciences naturelles*, II, 348.
1898. King, Araliaceæ. *Journ. Asiat. Society Bengal*, LXVII.
1889. Kirk (T.), The forest Flora of New Zealand. Wellington.
1890. Id., Pseudopanax ferox (the toothed lancewood). *The Gard. chron.*, 3e série, vol. VII, London.
1859. Koch (K.), Wochenschrift f. Gärtnerei und Pflanzenkunde, p. 366, 371.
1893. Koken. Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte.
1900. Koorders et Valeton, Bydrage n° 7, tot de Kennniss der Boomsorten op Java. *Mededeelingen uit's Lands Plantentuin*, n° 13, p. 111.
1897. Kuhla (Fritz), Ueber Entstehung und Verbreitung des Phelloderms. *Bot. Centralb.*, LXXXI, n° 7, p. 225.
1890. Lalanne, Recherches sur les caractères anatomiques des feuilles persistantes des Dicotylédones. *Actes Soc. linn. de Bordeaux*, 5e série, t. IV, p. 21.
1886. Lemaire (Ad.), Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones. *Ann. Sc. nat.*, VII, 3, p. 222.
1899. Makino, Plantæ japonenses novæ vel minus cognitæ. *Botanic. Magazine Tokyo*, XII.
1877. Marchal (E.), Hederaceæ, *in* Martius, Flora Brasiliensis, LXXV, p. 230-258.
1879. Id., Revision des Hédéracées américaines. *Bull. de l'Acad. roy. des Sc. de Belgique*, 3e série, p. 47.
1879. Id., Rectification synonymique à ma notice intitulée : *Revision*, etc. *Id.*, p. 514.
1885. Mentovitch, A növénybel szövettanához Különös tekintettel a Kétoziküekre (Klausenburg).
1885. Id., A bél néhány Küszó növénynél. *Magy. Novenyt Lapok*, IX (Klausenburg). (Voy. Just, *Bot. Jahresber.*, I, 1885.)
1842. Meyer (C. A.), Ueber den *Ginschen* insbesondere über die botanischen charaktere desselben und der zunächst verwandten Arten der Gattung Panax. Gauger's. *Repertor f. Pharm. und Ch. Petersburg*, p. 516-528.

1855. Miquel (F. A. W.), Flora van Nederlandsch Indië (I, p. 745, et Suppl. I, *Prodromus Floræ Sumatranæ*, p. 337).
1864. Id., *Ann. Musei botanici Lugduno-Batavi*, I, p. 1-27 et 219-220.
1885. Möbius (M.), Die Mecanischen Scheiden der Secretbehälter. *Pringsh. Jahrbüch.*, XVI, p. 262-300.
1876. Möller (J.), Beitr. zur vergleichenden Anatomie des Holzes. *Denkschr. der K. Ac. d. Wiss.*, Wien, p. 361.
1882. Id., Anatomie der Baumrinden, p. 213-215.
1864. Mueller (F. v.), Fragment. Phyt. australiæ, IV, 119.
1888. Muller (C.), Ueber phloemständige Sekretkanäle der Umbelliferen und Araliaceen. *Ber. deutsch. Bot. Gesellsch.*, VI, p. 20.
1897. Nadeaud, Sur quelques plantes rares de Tahiti. Morot, *Journ. de Bot.*, p. 105.
1890. Neumayr (M.), Erdgeschichte.
1852-1882. Nordlinger, Querschnitte von Holzarten. II (48,78) VI (49) VII (28,72).
1902. Ortmann (A. E.), The geographical Distribution of freshwater Decapods and its upon ancient Geography. *Proceed. of the philosoph. Society Philadelphie*, XLI, p. 267.
1900. Osborn, The Geological and Faunal Relations of Europe and Americ during the Tertiary Period... *Science*, 1900, p. 561-574.
1857. Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur, p. 409.
1904. Pellegrin, Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des Cichlidés. *Thèse de Paris.*
1887. Petit, Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. *Mém. de la Soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, 3ᵉ série, III, p. 333-336.
1864. Philippi, Plantarum novarum Chilensium... Linnæa, XXXIII, p. 89.
1894. Pilsbry (H. A.), Distribution of Helices in Time and Space. *Manual of Conchology*, sér. 2, vol. IX.
1886. Plitt, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattstieles der Dicotyledonen. *Diss. Marburg*, p. 39-40.
1903. Prain (D.), An undescribed Araliaceous genus from Upper Burma. *Proceed. Asiatic. Society Bengal*, n° 10, déc. 1903.
1802. Ruyz et Pavon, Flora peruv. et ch. IV.
1864. Sanio, Ueber endogene Gefässbündelbildung. *Botan. Zeitung*, XXII, p. 226-227.
1904. Schindler (A. K.), Die Abtrennung der Hippuridaceen von den Halorrhagaceen. *Engl. Bot. Jahrb.* Beibl. n° 77, p. 1.
1862. Seemann, Meryta, in *Bonplandia*, p. 294.
1864 *a*. Id., On the æstivation of Crithmum maritimum. *Journ. of Botany*, II, 1864, p. 5.
1864-1867. Id., Revision of the natural Order Hederacæ. *Journ. of Botany*, II-VI.
1864 *b*. Id., On some genera with onecelled ovary referred to Hederacæ. *Journ. of Botany*, II, p. 204.
1894. Sertorius, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cornacæ. *Bulletin Herbier Boissier.*
1884. Solereder (H.), Ueber den systematichen Werth der Holstructur bei den Dicotyledonen. München, p. 145.
1899. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, p. 481.
1891. Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, p. 233-239.
1881. Struck (C.), Starke Stämme von Hedera Helix. *Arch. Ver. d. Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg*, XXXV, p. 128-129.
1780. Thunberg, *Nov. act. Ups.*, 3, p. 212.

1867. Trécul. Des vaisseaux propres dans les Araliacées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, V, 7, p. 54.
1870. Van Tieghem, Recherches sur la symétrie de structure......... La Racine. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 5e série, t. XIII.
1872 Id., Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 5e série, XVI, p. 46 et 57.
1885. Id., Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 7e série, I, p. 5.
1888. Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 7e série, t. VIII, p. 219 et 463.
1898. Id., Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. Morot, *Journ. Bot.*, p. 197.
1901. Id., L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 8e série, t. XIV.
1905. Id., Sur les Rhaptopétalacées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 9e série, t. I, p. 321.
1865. Vieillard, *Bull. Soc. linn. de Normandie*, IX, p. 342.
1905. Viguier (R.), Note sur le genre Dizygotheca. Morot, *Journ. de Bot.*, XIX.
1905. Id., Sur les Araliacées du groupe des Polyscias. *Bull. Soc. bot. de France*, p. 285.
1841. Visiani, Sopra la Gastonia palmata Roxb. (Trevesia Vis.). Turin.
1902. Volkens (G.), Die vegetation der Karolinen mit besonderer Berücksichtigung der von Yap. *Eng. Jahrb.*, XXX, p. 471.
1883. Weiss (J. E.), Das markständige Gefässbundelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. *Bot. Centralbl.*, XV, p. 290.
1890. Id., Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung. *Denkschr. Regensb. bot. Gesellsch.*, 1890, p. 60.
1895. Went, Ueber Haft und Närhrwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Ann. Jardin botanique de Buitenzorg*, p. 55.

TABLE DES MATIÈRES

TROISIÈME PARTIE

SUR LA
DISSYMÉTRIE DES FOLIOLES LATÉRALES
DANS LES FEUILLES COMPOSÉES

Par Ph. VAN TIEGHEM

Dans une première Note, insérée récemment dans ce Recueil(1), on a montré qu'il existe, entre la forme des feuilles et leur disposition sur la tige quand elle est distique, une certaine relation, exprimée par une dissymétrie alternative des feuilles successives, d'où résulte toujours pour l'ensemble de la pousse, et quelquefois déjà pour le rameau lui-même, une transformation de sa symétrie normale, qui est multilatérale ou rayonnée, en une symétrie nouvelle, qui est bilatérale ou dorsiventrale. Comme suite à cette remarque, on voudrait faire voir aujourd'hui qu'une semblable dissymétrie se retrouve dans les folioles latérales distiques des feuilles composées, avec cette différence pourtant, qu'au lieu d'être alternative et de modifier le genre de symétrie du système dont elles font partie, elle affecte dans le même sens toutes les folioles latérales successives, sans altérer, tout au contraire, en renforçant la symétrie bilatérale de la feuille totale.

On sait que les feuilles composées se groupent en deux catégories principales, suivant qu'elles sont pennées ou palmées. On sait aussi que, simple ou composée, toutes les fois que la feuille est stipulée, les deux stipules doivent être considérées comme une première paire de folioles latérales, détachée ordinairement dès la base, et fortement différenciée ; de

(1) Ph. van Tieghem, *Sur la dissymétrie des feuilles distiques* (Ann. des Sc. nat., 9e série, Bot., III, p. 375, 1906).

manière que toute feuille stipulée dite simple est en réalité une feuille composée trifoliolée, à folioles latérales ordinairement rudimentaires. Le sujet à étudier ici se divise donc en trois parties.

I

FOLIOLES LATÉRALES DES FEUILLES COMPOSÉES PENNÉES.

Quand elles sont pourvues de stipules, les feuilles composées pennées ont quelquefois leurs folioles munies à la base d'appendices analogues, nommés *stipelles*. Le plus souvent pourtant, il n'y a pas de stipelles, et il en est toujours ainsi, semble-t-il, quand la feuille est sans stipules. Il y a donc ici deux cas à distinguer.

1° *Folioles latérales pourvues de stipelles*. — Lorsque les folioles sont stipellées, la foliole terminale offre à sa base, insérées au même niveau, l'une à droite, l'autre à gauche, deux stipelles égales.

Il est très rare que les folioles latérales développent aussi leurs deux stipelles ; l'une au-dessous de leur base, reportée sur la face supérieure du pétiole commun, l'autre au-dessus de leur base, reportée sur la face inférieure du pétiole commun. Ces deux stipelles sont alors toujours inégales, plus ou moins fortement, et c'est tantôt l'inférieure, tantôt la supérieure qui prédomine.

Les Pigamons (*Thalictrum*), seul genre de la famille des Renonculacées où la feuille soit, comme on sait, pourvue de stipules, offrent un bel exemple de cette disposition. Elle y est particulièrement nette dans le P. à-feuilles-d'Ancolie (*Th. aquilegifolium*), que l'on prendra ici pour type.

La feuille, dont la gaine prolonge ses bords en deux larges stipules membraneuses, y est composée pennée à quatre degrés, avec cinq paires de folioles latérales de premier ordre. Les folioles latérales primaires des deux premières paires ont chacune, à la base de son pétiole, deux larges stipelles très inégales, l'inférieure, placée en haut sur le pétiole commun, plus petite, la supérieure, placée en bas sur le pétiole commun, plus grande. A la troisième paire, les stipelles d'en haut se

réduisent à de très petites écailles et elles avortent complètement à la quatrième et à la cinquième paire, tandis que les stipelles d'en bas persistent tout du long, en diminuant progressivement de grandeur. Elles avortent pourtant à leur tour à la base de la foliole terminale, qui se trouve ainsi dépourvue de stipelles. La même série de dispositions se retrouve, en raccourci, pour les folioles secondaires le long de la foliole primaire et pour les folioles ternaires le long de la foliole secondaire. De telle sorte qu'en définitive toutes les folioles latérales du dernier ordre n'ont chacune à leur base qu'une seule stipelle, qui est leur stipelle supérieure, insérée en bas sur le pétiole d'avant-dernier ordre.

La même inégalité des deux stipelles de chaque foliole latérale dans la région inférieure de la feuille, avec avortement de la plus petite dans la région supérieure et finalement à la base de chaque foliole latérale du dernier ordre, se retrouve dans les autres espèces du même genre ; le phénomène y est seulement moins accusé. Mais tantôt la différence est de même sens que dans le type que l'on vient d'étudier, c'est-à-dire avec prédominance d'abord, puis persistance, de la stipelle supérieure attachée en bas, comme dans le P. pourpre (*Th. purpureum*), etc.; tantôt elle est de sens contraire, c'est-à-dire avec prédominance d'abord, puis persistance, de la stipelle inférieure attachée en haut, comme dans le P. jaune (*Th. flavum*), etc.

Toujours est-il que cette constante inégalité des deux stipelles dans la région inférieure de la feuille, jointe au constant avortement de la plus petite dans la région supérieure, suffirait déjà à rendre dissymétrique l'ensemble d'une foliole latérale de degré quelconque, quand bien même le limbe, ce qui n'est pas le cas, comme on le verra tout à l'heure, n'y offrirait aucune trace de dissymétrie.

Presque toujours, chaque foliole latérale, même la plus inférieure, ne développe que l'une de ses deux stipelles ; l'autre avorte tout du long et complètement. Comme dans le cas précédent, et à plus forte raison, il en résulte aussitôt pour cette foliole une dissymétrie marquée. Dans tous les exemples de cette sorte qui me sont connus jusqu'ici et qui seront cités plus

loin, c'est la stipelle inférieure, insérée en haut sur le pétiole commun, qui se développe seule; en un mot, la dissymétrie a lieu avec prédominance du côté inférieur, comme on l'a vu plus haut dans le Pigamon jaune, par exemple.

Ainsi donc, toutes les fois qu'il y a des stipelles, qu'il y en ait deux inégales ou une seule, le seul fait de leur présence suffit à rendre les folioles latérales nettement dissymétriques. A cette dissymétrie provoquée par les stipelles vient maintenant s'ajouter une dissymétrie plus ou moins fortement accusée dans le limbe des folioles latérales, dont une moitié se montre plus large que l'autre, surtout à la base, et descend aussi plus bas sur le pétiolule, quand il existe. Dans la foliole terminale, au contraire, le limbe a ses deux moitiés égales et une symétrie bilatérale. Suivant les plantes, cette dissymétrie du limbe des folioles latérales se manifeste de deux manières différentes et inverses.

Tantôt, en effet, c'est la moitié inférieure du limbe qui est la plus large et la plus longue à la base, tandis que la moitié supérieure est la plus étroite et la plus courte à la base. En un mot, il y a prédominance en bas. Il en est ainsi, par exemple, avec une seule paire de folioles latérales, dans les Haricots (*Phaseolus*), les Dolics (*Dolichos*), les Vigners (*Vigna*), etc.; avec plusieurs paires de folioles latérales, dans les Sureaux (*Sambucus*), les Staphyliers (*Staphylea*), les Sanguisorbes (*Sanguisorba*), etc.: toutes plantes à folioles latérales munies d'une seule stipelle inférieure, située en haut sur le pétiole commun. Chez elles donc, la part de dissymétrie qui est apportée par le limbe à la foliole totale est de même sens que celle qui lui est fournie déjà par l'unique stipelle inférieure. Il en est de même pour le limbe dans les folioles latérales des feuilles composées pennées à plusieurs degrés des Pigamons, cités plus haut. Mais ici, suivant l'espèce considérée, la dissymétrie des stipelles est tantôt dans le même sens que celle du limbe, c'est-à-dire avec prédominance en bas (P. jaune, etc.), tantôt en sens contraire, c'est-à-dire avec prédominance en haut (P. à-feuilles-d'Ancolie, P. pourpre, etc.).

Tantôt, au contraire, c'est la moitié supérieure du limbe qui est plus large à la base, tandis que la moitié inférieure y est plus

étroite. En un mot, il y a prédominance en haut. Il en est ainsi, par exemple, dans les feuilles à multiples folioles latérales unistipellées des Robiniers (*Robinia*), Stypholobes (*Stypholobium*), Kraunies (*Kraunhia*), etc. La part de dissymétrie afférente au limbe dans la foliole totale est alors de sens contraire à celle qui lui est apportée déjà par l'unique stipelle inférieure.

2° *Folioles latérales sans stipelles.* — Le plus souvent lorsqu'elle est munie de stipules et toujours lorsqu'elle en est dépourvue, la feuille composée pennée a ses folioles sans stipelles. C'est alors par le limbe seul que s'y exprime la dissymétrie des folioles latérales. Comme dans le cas précédent, elle s'y manifeste nettement et de deux manières différentes.

Tantôt c'est la moitié inférieure du limbe qui est plus large à la base et qui descend aussi plus bas sur le pétiolule, quand il existe. C'est la disposition de beaucoup la plus fréquente. On l'observe notamment chez nombre de Rosacées : Rosier (*Rosa*), Sorbier (*Sorbus*), Sorbaire (*Sorbaria*), Aigremoine (*Agrimonia*), Ronce (*Rubus*), Potentille (*Potentilla*), Fraisier (*Fragaria*), Benoîte (*Geum*), etc. ; de Légumineuses : Glycine (*Glycine*), Orobe (*Orobus*), Gesse (*Lathyrus*), Coronille (*Coronilla*), Baguenaudier (*Colutea*), etc. ; de Sapindacées : Savonnier (*Sapindus*), Paullinie (*Paullinia*), Mélicoque (*Melicocca*), Kœlreutérie (*Kœlreuteria*), Ungnadie (*Ungnadia*), etc. ; de Zygophyllacées : Zygophylle (*Zygophyllum*), Gaïac (*Gaiacum*), Tribule (*Tribulus*), Porliérie (*Porlieria*), etc. ; de Rutacées : Ptélée (*Ptelea*), Clavalier (*Zanthoxylum*), etc. ; de Renonculacées : Clématite (*Clematis*), Pivoine (*Pæonia*), Renoncule (*Ranunculus*), Anémone (*Anemone*), Ancolie (*Aquilegia*), etc. ; d'Ombellifères : Dauce, (*Daucus*), Berce (*Heracleum*), Angélique (*Angelica*), Laser (*Laserpitium*), Peucédan (*Peucedanum*), Torile (*Torilis*), Panicaut (*Eryngium*), etc. ; de Composées : Achillée (*Achillea*), Tanaisie (*Tanacetum*), Séneçon (*Senecio*), Echinope (*Echinops*), Dahlie (*Dahlia*), Pyrèthre (*Pyrethrum*), etc. ; de Bignoniacées : Técome (*Tecoma*), Incarvillée (*Incarvillea*), etc. ; ailleurs chez les genres les plus divers : Noyer (*Juglans*), Mélianthe (*Melianthus*), Sumac (*Rhus*), Mahonie (*Mahonia*), Jasmin (*Jasminum*), Morelle (*Solanum*), Tomate (*Lycopersi-*

rum), etc.; enfin chez certaines Fougères, comme le Ptéride aquilin (*Pteridium aquilinum*), etc.

Par ces divers exemples, qu'il serait facile de multiplier, on voit que cette dissymétrie des folioles latérales avec prédominance de la moitié inférieure se retrouve tout aussi bien, qu'il y ait une seule paire de folioles latérales ou plusieurs paires échelonnées, que ces folioles soient opposées, comme d'ordinaire, ou alternes, qu'elles soient pétiolées, sessiles ou même décurrentes, qu'elles soient toutes de même grandeur, comme d'habitude, ou alternativement de grandeurs différentes, que la feuille, enfin, qui les porte soit composée pennée à un seul degré ou à plusieurs degrés. Pourtant, parmi les plantes citées, il en est quelques-unes qui semblent tout d'abord faire exception à la règle et qui, par là, méritent une mention spéciale.

Dans la Ronce frutescente (*Rubus fruticosus*), par exemple, la feuille est typiquement composée pennée à une seule paire de folioles latérales, en un mot trifoliolée. Ces folioles latérales ont, comme il vient d'être dit, leur moitié inférieure plus développée que la supérieure. La même tige porte des feuilles à cinq folioles, simulant des feuilles composées palmées et décrites comme telles par les auteurs. Les deux folioles latérales inférieures, plus petites, ont alors leur moitié inférieure prédominante, tandis que les deux supérieures, plus grandes, ont leur moitié supérieure prédominante : d'où, entre les deux paires, une contradiction dans le sens de la dissymétrie. Mais la même tige offre aussi, entre les feuilles à trois et les feuilles à cinq folioles, toute une série de transitions dont l'examen permet de lever la difficulté. Dans la feuille trifoliolée, on voit, en effet, la moitié inférieure grandir d'abord davantage, puis détacher progressivement à sa base, par un sillon de plus en plus profond, d'abord un lobe de plus en plus saillant, puis à la fin une foliole, dont le pétiolule demeure tout d'abord inséré sur le sien, avant de s'en séparer tout à fait pour s'attacher au-dessous de lui sur le pétiole commun et produire l'illusion d'une feuille composée palmée à cinq folioles. C'est par suite de cette séparation que la foliole latérale primitive, devenue supérieure, se trouve avoir sa moitié inférieure plus étroite à la base que sa moitié supérieure. Dans les feuilles à cinq fo-

lioles, les folioles latérales inférieures, loin de leur être équivalentes comme il est admis, dérivent donc des deux supérieures, et c'est cette dérivation qui explique l'anomalie offerte par celles-ci.

Il en est de même dans d'autres plantes à feuilles en apparence composées palmées à cinq folioles, notamment dans la Potentille rampante. On y retrouve le même changement de sens dans la dissymétrie et il s'y explique de la même manière. On en conclut que, parmi les feuilles décrites comme composées palmées à cinq folioles, il y en a de deux catégories bien distinctes : les fausses, dont il vient d'être question, où les folioles latérales inférieures sont de seconde génération, en un mot sont filles des supérieures, et les vraies, qu'on étudiera plus loin, où les folioles latérales inférieures sont de première génération, en un mot sont sœurs des supérieures.

Considérons maintenant la seconde des manières d'être distinguées plus haut, celle où, dans les folioles latérales dissymétriques, c'est la moitié supérieure du limbe qui prédomine sur la moitié inférieure. Elle est moins fréquente que la première. On l'observe notamment chez diverses Sapindacées : Néphèle (*Nephelium*), Cupanie (*Cupania*), Chitanthe (*Chitanthus*), Dittelasme (*Dittelasma*), etc. ; dans les Ailantes (*Ailantus*) (1), les Frênes (*Fraxinus*), les Négondes (*Negundo*), les Pilocarpes (*Pilocarpus*), les Cladrastes (*Cladrastis*), les Féviers (*Gleditschia*), les Tagètes (*Tagetes*), etc. ; et aussi chez diverses Fougères : Polypode vulgaire (*Polypodium vulgare*), Aspide aiguillonné (*Aspidium aculeatum*), Néphrode Fougère-mâle (*Nephrodium Filix-mas*), etc.

En résumé, quand les folioles latérales sont dépourvues de

(1) Dans quelques cas particuliers, où elle est très fortement accusée, cette inégalité des deux moitiés du limbe des folioles latérales n'a pas manqué d'être aperçue et signalée depuis longtemps par les botanistes descripteurs. Il en est ainsi, notamment, pour les feuilles composées pennées sans stipelles de plusieurs Ailantes. Chez l'A. élevé (*A. excelsa*), par exemple, Roxburgh a remarqué, dès 1795, que dans chaque foliole « the nerve runs so as to make the exterior portion twice as broad as the interior » (*Plants of Coromandel*, I, p. 24, pl. 23, 1795). Plus récemment, Pierre a décrit et figuré les folioles latérales de son A. de Fauvel (*A. Fauvelianus*) et de son A. calicin (*A. calycinus*) comme « très inégales et insymétriques à la base » (*Flore forestière de la Cochinchine*, pl. 294 et pl. 295, 1893).

stipelles, on y retrouve, exprimée alors dans le limbe seul, la même dissymétrie que lorsqu'elles en sont munies, et cette dissymétrie y offre les deux mêmes aspects, avec prédominance tantôt de la moitié supérieure, tantôt de la moitié inférieure.

Pour exprimer plus brièvement ces deux modes de dissymétrie, on pourra dire que les folioles latérales sont *hypodynames*, qu'il y a *hypodynamie*, dans le premier cas, que les folioles latérales sont *épidynames*, qu'il y a *épidynamie*, dans le second.

Par ce qui précède, on voit que l'hypodynamie est beaucoup plus fréquente que l'épidynamie. On voit aussi que les deux modes se rencontrent côte à côte dans la même famille. Ainsi, parmi les Léguminuses, il y a hypodynamie chez les Haricots avec stipelles et chez les Glycines sans stipelles, épidynamie chez les Robiniers avec stipelles et chez les Cladrastes sans stipelles. Parmi les Composées, il y a hypodynamie chez les Pyrèthres, épidynamie chez les Tagètes. Parmi les Sapindacées, il y a hypodynamie chez les Savonniers, les Kœlreutéries, etc., épidynamie chez les Néphèles, les Cupanies, etc. Parmi les Polypodiacées, il y a hypodynamie chez le Ptéride aquilin, épidynamie chez le Polypode vulgaire.

Il faut remarquer encore que, lorsque les folioles latérales sont stipellées, toutes les fois qu'elles n'ont qu'une seule stipelle, ce qui est le cas de beaucoup le plus fréquent, par le fait seul de la présence constante de cette unique stipelle sur le flanc inférieur de la base de la foliole latérale, la part de dissymétrie qui lui est afférente est toujours hypodyname ; tandis que la part de dissymétrie apportée par le limbe est tantôt hypodyname, comme dans les Haricots, tantôt épidyname, comme dans les Robiniers. Lorsqu'elles ont deux stipelles inégales, ce qui est très rare, on a vu plus haut que, chez les Pigamons, toujours hypodyname par son limbe, la foliole latérale est tantôt hypodyname aussi (P. jaune, etc.), tantôt au contraire épidyname (P. à-feuilles-d'Ancolie, P. pourpre, etc.) par ses stipelles.

Enfin, qu'elle ait ou non des stipelles, toute feuille composée pennée à folioles latérales pourvues de dissymétrie hypodyname dans le limbe, surtout si les folioles latérales y sont nombreuses

et alternes et si la foliole terminale y fait défaut, ressemble singulièrement à l'un de ces rameaux bien connus chez l'Orme champêtre, par exemple, le long duquel les feuilles dissymétriques s'étagent en deux séries alternes, en tordant leurs pétioles de manière à tourner toutes leurs moitiés larges vers le bas, toutes leurs moitiés étroites vers le haut.

II

FOLIOLES LATÉRALES DES FEUILLES COMPOSÉES PALMÉES.

Considérons maintenant les feuilles composées véritablement palmées, en laissant de côté celles que l'on décrit faussement comme telles, ainsi qu'il a été dit plus haut. Qu'elles aient ou non des stipules, les folioles y sont toujours dépourvues de stipelles et c'est leur limbe seul qu'il faut considérer.

Chez les Marronniers (*Æsculus*), où la feuille est composée palmée à cinq ou sept folioles pétiolulées, les folioles latérales ont leur moitié inférieure plus large et descendant plus bas sur le pétiolule ; elles sont donc nettement dissymétriques. La même dissymétrie, avec prédominance de la moitié inférieure, se retrouve dans les feuilles palmées à cinq folioles des Gattiliers (*Vitex*), de la Quinaire quinquéfoliée (*Quinaria quinquefolia* [Linné] Köhne), vulgairement Vigne-vierge, etc.

Dans ces divers exemples, il y a donc hypodynamie. On ne connaît pas jusqu'à présent de plantes à feuilles composées palmées où les folioles seraient dissymétriques avec prédominance de la moitié supérieure, en un mot épidynames.

III

STIPULES DES FEUILLES SIMPLES OU COMPOSÉES.

Dans les feuilles stipulées, qu'elles soient d'ailleurs simples ou composées, les deux stipules sont, comme il a été rappelé plus haut, assimilables à une paire de folioles latérales, insérées soit à la base même du pétiole, soit sur la gaine quand elle existe, fortement différenciées, le plus souvent très réduites et fréquemment caduques. Aussi, après avoir constaté la dissy-

métrie des folioles latérales des feuilles composées, est-il nécessaire de considérer au même point de vue les stipules des feuilles, tant simples que composées.

C'est un fait général et bien connu, que chaque stipule est plus ou moins fortement dissymétrique, ses deux moitiés étant plus ou moins inégales et plus ou moins différemment conformées, de manière à être comme l'image de l'autre dans un miroir.

Lorsque les stipules sont persistantes et développées en deux lames vertes plus ou moins grandes, avec un système de nervures plus ou moins compliqué, en un mot quand elles sont *foliacées*, comme disent les auteurs descriptifs, c'est alors que leur dissymétrie est le plus frappante, tellement qu'il est inutile d'y insister et d'en citer des exemples. Aussi peut-on s'étonner qu'on ne soit pas encore parti de là pour rechercher si une pareille dissymétrie n'existerait pas aussi dans les folioles latérales des feuilles composées.

Ici, comme pour les folioles latérales des feuilles composées. la dissymétrie peut se manifester de deux manières différentes. Tantôt c'est la moitié externe ou inférieure du limbe stipulaire qui est la plus développée ; en un mot, la stipule est hypodyname. C'est le cas de beaucoup le plus fréquent, tellement qu'il est inutile d'en citer des exemples. Tantôt c'est, au contraire, la moitié interne ou supérieure du limbe qui est prédominante ; en un mot, la stipule est épidyname. C'est ce qu'on observe notamment dans les Sanguisorbes, où, par suite de ce développement prédominant de la moitié supérieure, le limbe stipulaire se recourbe en forme de croissant vers le bas. C'est aussi le cas chez les Cobées (*Cobæa*), où les stipules foliacées sont de même grandeur que les folioles latérales ; etc.

Quand la feuille stipulée est en même temps composée, le sens de la dissymétrie des stipules est ordinairement le même que celui de la dissymétrie des folioles latérales ; les premières sont le plus souvent hypodynames, comme on l'a vu pour les secondes. Il peut même paraître singulier qu'il n'en soit pas toujours ainsi. Pourtant, les Sanguisorbes et les Cobées. que l'on vient de citer, offrent précisément une telle contradiction entre la dissymétrie des stipules foliacées, qui est épi-

dyname, et celle des folioles latérales, qui est hypodyname.

Quand la feuille composée pennée est munie en même temps de stipules foliacées et de stipelles, il arrive parfois, non seulement que les stipelles deviennent foliacées, mais encore que les stipules produisent chacune, sur leur flanc inférieur ou externe, une pareille stipelle foliacée. C'est ce qu'on observe par exemple dans le Sureau yèble (*Sambucus Ebulus*), et rien, à mon sens, ne démontre mieux l'homologie générale des stipules et des folioles latérales. A leur tour, ces stipelles foliacées sont dissymétriques et, dans les quelques cas connus, leur dissymétrie est de même sens que celle des folioles latérales auxquelles elles appartiennent, c'est-à-dire hypodynames, même si, comme chez les Sanguisorbes, les stipules sont épidynames.

IV

CONCLUSIONS.

Les divers exemples cités dans cette Note, dont il est loisible et facile à chacun d'augmenter la liste, suffisent à justifier les conclusions suivantes.

Quels qu'en soient le nombre, la forme, la grandeur, la disposition et le rôle, les folioles latérales des feuilles composées sont dissymétriques, dans leur limbe seul quand elles n'ont pas de stipelles, à la fois dans le limbe et dans les stipelles quand elles en ont.

Cette dissymétrie est de même sens dans toutes les folioles, et non seulement conserve à l'ensemble de la feuille sa symétrie bilatérale, mais l'accuse davantage et d'autant plus qu'elle est elle-même plus marquée.

Que l'on considère les stipelles, quand il y en a, ou le limbe dans tous les cas, la moitié la plus développée de la foliole est située tantôt vers le bas, ce qui est le cas le plus fréquent, tantôt vers le haut, ce qui est le cas le plus rare ; en un mot, il y a tantôt hypodynamie, tantôt épidynamie.

Quand il y a des stipelles, le sens de la dissymétrie peut être le même pour les stipelles et pour le limbe ; c'est ce qui a lieu presque toujours lorsque les folioles sont hypodynames. Mais il

est quelquefois contraire. Ainsi, il y a hypodynamie par les stipelles et épidynamie par le limbe, dans les Robiniers, Styphobes, Kraunies, etc.; il y a épidynamie par les stipelles et hypodynamie par le limbe, dans certains Pigamons.

Les deux modes de dissymétrie du limbe se rencontrent côte à côte dans la même famille, comme on le voit, par exemple, chez les Légumineuses, les Sapindacées, les Composées, etc.

Une pousse à feuilles distiques, où les feuilles alternativement dissymétriques tordent leurs pétioles de manière à placer leurs limbes dans le même plan et à tourner toutes leurs moitiés les plus larges vers le bas, arrive ainsi à ressembler à une feuille composée pennée sans impaire à folioles latérales alternes et hypodynames, dont elle partage aussi la symétrie bilatérale.

Les stipules, qu'elles appartiennent à une feuille simple ou à une feuille composée, sont dissymétriques, comme les folioles latérales, et, comme elles, tantôt hypodynames, tantôt épidynames, le premier cas étant aussi de beaucoup le plus fréquent. Ordinairement de même sens que celle des folioles latérales de la feuille composée à laquelle elles appartiennent, la dissymétrie des stipules est quelquefois de sens contraire. Enfin, les stipelles, quand elles sont foliacées, sont également dissymétriques et dans le même sens que les folioles latérales dont elles font partie.

SUR LES AGIALIDACÉES

Par Ph. VAN TIEGHEM

Pour ses fruits, qui sont des drupes comestibles, l'un des arbres épineux qui font l'objet de ce petit travail est cultivé en Égypte depuis les temps les plus reculés. Mentionné et figuré, sous le nom de Agialid, par Prosper Alpin dès la fin du XVIe siècle, en 1592 (1), il a été rattaché par Linné, en 1753, au genre Ximénie et nommé Ximénie d'Égypte (*Ximenia ægyptiaca*) (2). Dix ans plus tard, en 1763, Adanson l'a considéré comme le type d'un genre distinct, en lui restituant sa dénomination primitive (3). L'espèce qu'il représente doit donc être nommée Agialide d'Égypte (*Agialida ægyptiaca* [Linné] Adanson). Mais ce n'est pas sous ce nom qu'elle est connue des botanistes.

Au cours de l'expédition d'Égypte, en effet, Raffeneau Delile ayant observé cet arbre dans un jardin du Caire, a donné au genre le nom de Balanite (*Balanites*), en nommant l'espèce, d'après Linné, B. d'Égypte (*B. ægyptiaca* [Linné] Delile), appellation sous laquelle il l'a d'abord signalée en 1802, puis décrite et figurée en 1813 (4), et par laquelle elle a été depuis constamment désignée, jusqu'à ce que M. O. Kuntze lui ait

(1) P. Alpin, *De plantis Ægypti liber*, p. 16, 1592. L'auteur écrit tour à tour *Agihalid* et *Agiahalid*. On adopte ici la forme la plus simple, en y supprimant l'*h*, lettre inutile du moment qu'on ne l'aspire pas fortement à la manière arabe.

(2) Linné, *Species plant.*, p. 1194, 1753.

(3) Adanson, *Familles des plantes*, II, p. 508, 1763.

(4) Raffeneau Delile, *Mémoires sur l'Égypte*, III, p. 325, an X, et *Description de l'Égypte*, II, p. 221, pl. XXVIII, fig. 1, 1813.

restitué en 1891 sa véritable dénomination générique en en latinisant la terminaison, comme il a été fait plus haut (1).

Ailleurs qu'en Égypte les voyageurs ont observé des arbres analogues à celui-ci dans les régions chaudes les plus diverses de l'Afrique et de l'Asie, depuis le Sénégal, le Niger et l'Angola à l'ouest, jusqu'à la Birmanie à l'est, et les échantillons qu'ils en ont rapportés sont venus rejoindre ceux de Delile dans les Herbiers. Tous, en effet, ont été ou rattachés directement à l'espèce d'Égypte, ou regardés comme de simples variétés de cette espèce, de sorte que M. Engler a pu considérer, encore récemment, le genre qu'ils représentent comme monotype (2).

Pourtant, il y a déjà plus d'un demi-siècle, dès 1854, Planchon a remarqué, très brièvement il est vrai, que les échantillons provenant de l'Inde, bien qu'identifiés par Roxburgh en 1832 avec le *Ximenia ægyptiaca* de Linné (3), diffèrent de tous les autres en ce que les pétales, au lieu d'être glabres sur les deux faces, y sont velus sur leur face supérieure, et par là les a séparés en une espèce distincte, qu'il a nommée Balanite de Roxburgh (*Balanites Roxburghii* Planchon) (4). A ce caractère remarquable, qui donne à la fleur épanouie un aspect particulier, s'en ajoutent d'autres, comme on le verra plus loin, tirés de la structure de la tige et de la conformation du fruit, de sorte qu'on est conduit à attribuer à l'ensemble de ces différences une valeur générique. En conséquence, on regardera ici l'espèce de Planchon comme le type d'un genre nouveau, à côté du genre Agialide, et puisque le nom de Balanite doit être abandonné pour celui-ci, on le reprendra en l'affectant exclusivement à la portion ainsi détachée du genre ancien. L'espèce type du genre nouveau pourra de la sorte conserver dans sa totalité le nom que lui a donné Planchon.

D'autre part, les échantillons récoltés par Welwitsch, de 1853 à 1859, dans l'Afrique occidentale portugaise, notamment en Angola, regardés par lui comme une espèce distincte, qu'il a

(1) O. Kuntze, *Revisio generum plantarum*, I, p. 103, 1891.
(2) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 4, p. 355, 1896.
(3) Roxburgh, *Flora indica*, II, p. 253, 1832.
(4) Planchon, *Affinités de quelques genres peu connus* (Ann. des Sc. nat., 4e série, Bot., II, p. 258, 1854).

nommée *Balanites angolensis* dans son Herbier, mais considérés par M. Oliver, en 1868 (1), et plus récemment par M. Hiern, en 1896, comme une simple variété *angolensis* du *Balanites ægyptiaca* (2), diffèrent de tous les autres en ce que l'ovaire, au lieu d'être velu et blanc, est glabre et brun, ce qui donne à la fleur épanouie un tout autre aspect. A ce caractère s'en ajoutent d'autres, comme on le verra plus loin, fournis par la structure de la tige et par la conformation du fruit, de sorte qu'on est amené à donner à la somme de ces différences une valeur générique, et à regarder la plante de Welwitsch comme le type d'un genre nouveau, voisin des Agialides, qu'on nommera Agielle (*Agiella*).

En résumé :

Pétales à face supérieure	glabre. Ovaire	velu........	*Agialide.*
		glabre......	*Agielle.*
	velue.. Ovaire	velu.......	*Balanite.*

Il convient maintenant d'étudier séparément les trois genres ainsi distingués : Agialide, Agielle et Balanite.

I

Genre AGIALIDE.

En comparant, au point de vue de la morphologie externe, entre eux et avec les exemplaires originaux de Delile, les divers échantillons d'Agialide récoltés par les voyageurs tant en Afrique qu'en Asie occidentale, qui sont conservés dans l'Herbier du Muséum, j'ai pu m'assurer qu'ils représentent plusieurs espèces distinctes entre elles et du type, et cette conclusion s'est trouvée confirmée plus tard par l'étude de la structure de la tige et de la feuille. Résumons d'abord, d'après les échantillons originaux de Delile, les caractères externes de l'A. d'Égypte, type du genre.

1. *Caractères externes de l'espèce type.* — C'est un arbre de

(1) Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 315, 1868.

(2) Hiern, *Catalogue of the african plants collected by Welwitsch*, I, p. 119, 1896. — Correctement, mais sans admettre la finale latine de M. O. Kuntze, M. Hiern nomme ces échantillons *Agialid ægyptiaca* var. *angolensis*.

moyenne grandeur, velu dans toutes ses parties jeunes, dont les branches perdent plus tard leurs poils et prennent une surface polie, jaune rougeâtre, sillonnée en long, qui ne se crevasse que très tard par la formation d'un périderme avec lenticelles. Le tronc âgé est blanchâtre et marqué de rides unies en un réseau à mailles étirées en long.

Les feuilles sont isolées suivant 2/5, persistantes, munies de petites stipules triangulaires, pétiolées, composées pennées sans impaire, avec une seule paire de folioles latérales, au-dessus desquelles le pétiole se termine par une petite languette semblable aux stipules. Les folioles sont brièvement pétiolées, sans stipelles, à limbe entier, largement ovale, légèrement dissymétrique avec prédominance de la moitié inférieure, en un mot hypodyname (1), atténué à la base, arrondi au sommet où il forme un petit mucron; penninerve à nervures latérales un peu plus visibles en haut, où il est jaunâtre, qu'en bas, où il est gris cendré, terne et pubescent sur les deux faces. Le pétiole mesure 10 millimètres, le pétiolule 2 millimètres, le limbe 30 à 40 millimètres de long sur 25 à 30 millimètres de large.

La feuille offre à son aisselle deux bourgeons superposés. L'inférieur se développe soit en un rameau feuillé, soit en un groupe floral. Le supérieur, qui n'est pas à proprement parler un bourgeon, se développe d'ordinaire en une épine pouvant atteindre 4 et 5 centimètres de long, entièrement dépourvue de toute trace de feuilles, qui est donc l'entre-nœud inférieur d'un rameau surnuméraire arrêté dans son développement. Ces épines peuvent avorter çà et là sur certaines branches.

Produites par le bourgeon normal inférieur, les fleurs sont pédicellées et les pédicelles, inégaux et sans bractées propres, mesurant 4 à 6 millimètres sont groupés d'ordinaire en une fausse ombelle sessile entre la feuille et l'épine; parfois cependant, le rameau s'allonge et porte quelques bractées espacées, à l'aisselle de chacune desquelles se forme une pareille ombelle sessile et pauciflore. L'inflorescence est alors un court épi d'ombellules.

La fleur est hermaphrodite et actinomorphe. Le calice a cinq

(1) Sur la dissymétrie des folioles en général, voir le présent volume de ce Recueil, à la p. 211.

sépales égaux, libres, en préfloraison quinconciale, velus et blanchâtres sur les deux faces, excepté sur les bords recouverts, qui sont lisses en dehors et membraneux ; courts et cotonneux sur la face inférieure, les poils sont larges et soyeux sur la face supérieure. La corolle a cinq pétales alternes, égaux, libres, en préfloraison imbriquée, plus étroits et plus longs que les sépales, glabres et jaune brun sur les deux faces. L'androcée a dix étamines en deux verticilles alternes, les externes épipétales; en un mot, il est obdiplostémone. Les étamines sont égales, à filets glabres et jaunâtres, atténués en pointe, à anthères fourchues en bas, dorsifixes et oscillantes, à quatre sacs s'ouvrant en long vers l'intérieur, produisant des grains de pollen sphériques à trois plis.

La base de l'ovaire est entourée d'un disque cupuliforme, glabre mais papilleux, creusé en dehors, dans sa région inférieure de dix sillons provenant de la pression des filets staminaux dans le bouton, et dans sa région supérieure de dix autres sillons alternes avec les premiers, offrant donc vers son milieu une crête transversale à vingt brisures. Immergé à sa base dans ce disque, le pistil est formé de cinq carpelles épipétales, fermés et concrescents dans toute la longueur en un ovaire à cinq loges, tout couvert de longs poils soyeux blancs, et surmonté d'un style entier, glabre et jaune brun, non renflé au sommet, où il offre cinq très petites dents. Le disque mesure un millimètre de hauteur ; la partie de l'ovaire qui en sort, hémisphérique et blanche, avec le style brun qui la surmonte, ne mesurent pas ensemble plus de un millimètre.

Chaque loge de l'ovaire renferme, attaché au sommet de l'angle interne, un seul ovule pendant, anatrope à raphé ventral, hyponaste par conséquent. Cet ovule a un nucelle long et mince, persistant au moment de l'épanouissement de la fleur et de la formation de l'œuf, recouvert de deux téguments, dont l'interne est dépassé quelque peu par l'externe au micropyle. En un mot, il est perpariété, bitegminé, dipore.

Aussitôt après la formation de l'œuf, l'ovaire velu et blanc s'allonge en cône au-dessus du disque, portant toujours au sommet le style glabre et brun persistant. C'est déjà le début de la formation du fruit, qu'il faut se garder de confondre avec

la fleur fraîchement épanouie. Portant à sa base le disque persistant, le fruit mûr est une drupe jaunâtre, un peu pentagonale, qui mesure 25 à 30 millimètres de long sur 13 à 15 millimètres de large. Peu épaisse et comestible à la maturité, la pulpe n'enveloppe qu'un seul gros noyau uniséminé. Une seule des loges de l'ovaire a développé, en effet, son ovule en graine; les quatre autres ont avorté. Sous son mince tégument, la graine renferme un embryon droit incombant, à radicule supère, à deux cotyles plan-convexes, aleuriques et oléagineuses, sans trace d'albumen.

A la germination, les cotyles demeurent hypogées.

Ainsi caractérisée, l'A. d'Égypte a été, depuis Delile, récoltée dans cette même région de la Basse-Égypte par divers voyageurs, notamment en 1830 par Coquebert de Monbret, dont le Muséum possède les échantillons, étiquetés, chose curieuse, *Ximenia aculeata*, de la main de A.-P. de Candolle.

2. *Distinction externe des autres espèces.* — A ces exemplaires types, comparons maintenant un à un tous nos autres échantillons.

Les rameaux feuillés et florifères, sans épines, récoltés en Nubie, province de Dongola, à Dabbeh, au sud de Dongola-le-Vieux, par Ehrenberg pendant le séjour qu'il y fit de 1820 à 1826, ont été distribués par le Musée de Berlin en 1875 sous le nom de *Balanites ægyptiaca*. Ils se distinguent du type par des feuilles à stipules et languette terminale plus grandes que d'ordinaire, à folioles blanchâtres, très minces, molles et membraneuses, à nervures latérales distantes et peu marquées, ovales, longuement atténuées à la base en un pétiolule d'environ 5 millimètres, mesurant 40 millimètres de long sur 20 millimètres de large. Le groupe floral, qui est une ombelle pauciflore sessile, y est inséré beaucoup au-dessus de la feuille mère, à la place où d'ordinaire s'attache l'épine. Dans la fleur, dont le pédicelle est plus long et plus grêle, l'ovaire, couvert de poils roux, sort très peu du disque cannelé qui l'entoure. Ces différences portent déjà à considérer la plante comme représentant une espèce distincte. Ce sera l'A. membraneuse (*A. membranacea* v. T.).

Au cours de ses voyages en Abyssinie, W. Schimper a trouvé trois groupes d'échantillons de ce genre.

Le premier, récolté à Gurrserfa le 20 décembre 1854, sans numéro, est un grand arbuste, croissant sur les montagnes ou aux flancs des vallées entre 1000 et 1300 mètres, à tige et feuilles jaunes, couvertes dans le jeune âge, ainsi que les fleurs, d'une pubescence rousse. Les feuilles ont un très court pétiole, ne mesurant que 2 à 3 millimètres ; les folioles sont sessiles, triangulaires ou cunéiformes, atténuées à la base, tronquées ou même émarginées au sommet, qui est mucroné, coriaces, à réseau de nervures fortement saillant sur les deux faces, et mesurent 25 à 30 millimètres de long sur 20 à 25 millimètres de large. Les épines portent d'ordinaire quelques petites écailles, à l'aisselle desquelles se développe soit une épine secondaire, soit plus rarement un rameau feuillé ; en un mot, elles sont ramifiées. Par tous ces caractères, cette plante se montre une espèce bien distincte de l'A. d'Égypte ; on la nommera A. cunéifoliée (*A. cuneifolia* v. T.)

Le second, récolté à 1 200 mètres de hauteur, à Dscha-Dscha, dans la vallée du Tacazzé, le 26 juillet 1853, sous le n° 1222, est un arbre moyen, nommé *Guossa* par les indigènes, dont les feuilles ont un pétiole de 10 millimètres et les folioles un pétiole de 5 millimètres avec un limbe vert foncé sur les deux faces, ovale atténué à la base et au sommet, en losange, coriace avec nervures plus saillantes en haut qu'en bas, et mesurant 40 à 50 millimètres de long sur 30 à 40 millimètres de large. Les rameaux rougeâtres y sont dépourvus d'épines et de fleurs, mais portent des fruits non mûrs, mesurant 22 à 25 millimètres de long sur 12 à 15 millimètres de large. Un autre exemplaire, récolté par le même voyageur dans la province de Modat en 1839 et distribué sous le n° 1022, également sans épines, ni fleurs, paraît se rattacher à la même forme, mais il est accompagné d'un fruit mûr, prismatique à cinq pans, terminé en pyramide, mesurant 32 millimètres sur 17 millimètres. Plus voisine que la précédente de l'A. d'Égypte, cette espèce en diffère pourtant, notamment par la conformation de la feuille : ce sera l'A. d'Abyssinie (*A. abyssinica* v. T.).

Sous le même numéro 1222, W. Schimper a distribué des

échantillons d'une troisième sorte, à la fois florifères et épineux, récoltés dans les mêmes montagnes du Tacazzé, mais beaucoup plus haut, au-dessus de 1 800 mètres, et provenant d'un arbuste à folioles étroites, atténuées en pétiolule à la base, arrondies au sommet, à nervures latérales visibles seulement en haut, mesurant en moyenne 25 millimètres sur 10 millimètres. Les épines portent çà et là, vers leur extrémité, une ou deux épines secondaires, en un mot sont ramifiées. Par la forme et la dimension des feuilles notamment, cette plante se distingue nettement des précédentes : ce sera l'A. de Schimper (*A. Schimperi* v. T.). On peut y rattacher les exemplaires antérieurement rapportés d'Abyssinie, route de Massaoua à Adoua, en 1840, par Quartin Dillon et peut-être aussi ceux du Sennaar, récoltés au Nil bleu par Kotschy en 1837-38 (n° 253).

Rochet d'Héricourt, voyageant au Choa en 1845, en a rapporté de ce genre deux échantillons différents. L'un est un arbre, nommé *Djemo* dans le pays, à fruits purgatifs, remarquable par la grande dimension, la forme et la couleur gris cendré de ses feuilles, dont les folioles, atténuées en pétiolule à la base, arrondies au sommet avec un très petit mucron, mesurent 40 à 50 millimètres de long sur 40 à 45 millimètres de large. Ce sera l'A. latifoliée (*A. latifolia* v. T.).

L'autre, très épineux à épines rameuses, se distingue par ses feuilles, très brièvement pétiolées, à folioles sessiles, très coriaces, à réseau de nervures très saillant sur les deux faces, comme dans l'A. cunéifoliée, mais atténuées en pointe au sommet et mesurant 25 millimètres sur 20 millimètres, et surtout par ses fruits, qui sont ovoïdes et noirs, mesurant 26 millimètres sur 20 millimètres. D'après ce dernier caractère, on nommera cette espèce A. noire (*A. nigra* v. T.).

C'est déjà, pour la seule Abyssinie, un total de cinq espèces distinctes.

Courbon a récolté à l'île d'Aden, en 1859-1860, et Faurot à Obock, dans le golfe de Tadjourah, en 1886, des rameaux très épineux à épines ramifiées, sans fleurs, ni fruits, mais que des feuilles sessiles, à folioles également sessiles, petites, rondes, concaves en forme d'écuelle, mucronées, coriaces à réseau de nervures saillant sur les deux faces, mesurant 17 à 20 milli-

mètres sur 15 à 16 millimètres, suffisent à distinguer nettement de toutes les espèces précédentes : ce sera l'A. rotondifoliée (*A. rotundifolia* v. T.).

Aucher-Eloy, en 1837 (n° 922), et plus récemment M. Bornmüller, en 1897 (n° 296), ont récolté en Palestine, à Jéricho, des échantillons avec fleurs et fruits d'un arbre à épines simples, dont les feuilles sont pétiolées à folioles pétiolulées, membraneuses, ovales, arrondies au sommet, à nervures peu visibles surtout en haut, petites, mesurant 15 à 20 millimètres sur 10 à 15 millimètres. Le fruit est ovoïde et mesure 22 millimètres sur 18 millimètres. Ce sera l'A. de Palestine (*A. palestinaca* v. T.).

Voisine de la précédente, la plante rapportée de l'Arabie du Sud, environs de Scheikh Saïd, par M. Deflers en janvier 1890 (n° 224), en diffère par ses épines, çà et là rameuses, par ses folioles, atténuées au sommet et mucronées, à nervures plus saillantes en haut qu'en bas, mesurant 20 millimètres sur 15 millimètres, et par sa fleur, où le disque, sillonné dans toute sa longueur par les filets staminaux, n'a donc que dix cannelures, et où le style est plus long, mesurant jusqu'à 2 millimètres, et souvent recourbé. Ce sera l'A. d'Arabie (*A. arabica* v. T.). C'est elle, peut-être, que Forskäl a signalée dès 1775, sous son nom arabe de *Haledj*, comme croissant dans la vallée du Wadi Surdud au nord de Hodeda (1).

Reportons-nous maintenant à la côte occidentale d'Afrique, qui est l'autre extrémité de l'aire d'extension de notre genre.

Du Sénégal, Adanson d'abord en 1750 (n° 46), plus tard en 1825 Leprieur (sans numéro) et Perrottet (n° 294) ont rapporté des rameaux avec fleurs et fruits d'un arbre de 8 à 10 mètres, nommé *Soump* par les indigènes. Les épines y sont longues et simples, mesurant jusqu'à 10 centimètres et plus. Les feuilles, très brièvement pétiolées, ont les folioles pétiolulées, petites, ovales, atténuées en pointe au sommet et mucronées, à nervures plus saillantes en haut, mesurant 20 millimètres de long sur 10 millimètres de large. Les fleurs, étagées en épi d'ombellules distantes, ont un ovaire plus allongé,

(1) Forskäl, *Flora ægyptiaco-arabica. Appendix*, p. 197, 1775.

conique, sortant davantage du disque, surmonté aussi d'un style plus long, mesurant jusqu'à 2 millimètres. Le fruit est pentagonal, terminé en pyramide et mesure 20 à 25 millimètres sur 15 à 20 millimètres.

Cette plante a été décrite par Perrottet, en 1830, comme simple variété *microphylla* du *Balanites ægyptiaca*. « Cette variété, dit-il, est fort remarquable par le duvet blanchâtre qui recouvre toutes ses parties; par ses feuilles, constamment plus petites que celles du type de l'espèce; par ses fruits, qui sont moins allongés et plus petits de moitié..... Les fleurs exhalent l'odeur la plus suave » (1). Plus qu'à l'A. d'Égypte, cette plante ressemble par son feuillage à l'A. de Schimper, distinguée plus haut. Elle en diffère pourtant nettement. Ce sera l'A. du Sénégal (*A. senegalensis* v. T.).

Les rameaux fructifères récoltés par Barter dans le district de Nupé, en Nigérie, en 1858 (n° 739), se distinguent par des épines simples, très rapprochées du bourgeon axillaire sous-jacent, tellement que les deux premières feuilles du rameau sont situées à droite et à gauche de l'épine et paraissent lui appartenir, et surtout par des feuilles longuement pétiolées, à grandes folioles ovales, atténuées à la base et au sommet, à nervures latérales espacées, peu saillantes, visibles sur les deux faces ; le pétiole mesure 15 millimètres, le limbe 50 millimètres sur 30 millimètres. Le fruit est cylindrique, arrondi au sommet et mesure 3 centimètres sur 2 centimètres. Ce sera l'A. de Barter (*A. Barteri* v. T.).

Au cours de son voyage dans le Haut-Sénégal en 1899, M. Chevalier a récolté, en juillet, des échantillons d'un petit arbre, très commun dans les dunes de toute la région de Tombouctou (n° 1197 et n° 1198), et cultivé à Tombouctou même dans la cour du fort Nord (n° 1321), qu'il a rapporté au *Balanites ægyptiaca* (2). La plante des dunes a de longues épines simples, rarement munies d'une ou deux épines secondaires, des feuilles à folioles coriaces, ovales arrondies, à nervures très saillantes sur les deux faces mesurant 18 millimètres sur

(1) Guillemin, Perrottet et Richard, *Floræ Senegambiæ Tentamen*, I, p. 103, 1830-33.

(2) Chevalier, *La végétation de la région de Tombouctou* (Actes du Congr. int. de Bot. à l'Expos. univ. de 1900).

15 millimètres, et des fruits courts, non terminés en pyramide, surmontés par le style persistant et mesurant 20 millimètres sur 15 millimètres. Celle du fort Nord a des épines plus courtes et plus serrées, avec des feuilles à folioles plus petites, ne mesurant parfois que 8 millimètres sur 3 millimètres; ce n'est sans doute qu'une variété *microphylla* de la première, qu'on nommera A. de Tombouctou (*A. tombouctensis* v. T.). C'est le *Garbey* des indigènes.

Pendant le même voyage, M. Chevalier a observé, en mai 1899, à Bobo Dioulasso, tout au sud de la région, près de la frontière nord de la Côte d'Ivoire, sur un plateau ferrugineux près du marché, un arbuste de 2 à 8 mètres (n° 913), nommé *Séguéné* pas les indigènes, qu'il a rapporté comme le précédent au *Balanites ægyptiaca*. Les épines y sont longues et simples. Les feuilles sont pétiolées, avec folioles plus grandes, ovales atténuées à la base et au sommet, à nervures visibles sur les deux faces, mesurant en moyenne 35 millimètres sur 20 millimètres. Les fleurs, où les pétales étroits sont plus longs que d'ordinaire, où le style est aussi plus long, mesurant jusqu'à 2 millimètres, sont très nombreuses dans chaque groupe, très serrées et formant à l'état de boutons des masses coralloïdes, ce qui porte à nommer l'espèce A. agglomérée (*A. glomerata* v. T.). Le fruit mûr est pentagonal, terminé en pyramide et mesure 35 millimètres sur 20 millimètres.

En 1903, au cours de la mission Chari-Tchad qu'il dirigeait, le même explorateur a récolté divers échantillons de ce genre, les uns, provenant en mai et juin du territoire du Chari (n°s 7794 et 8909) et en octobre des îles du Tchad (n° 10088), trop incomplets pour être soumis à l'étude, les autres, provenant en août du Baguirmi sud (n° 9408), avec fleurs et jeunes fruits. Ces derniers ont des épines simples, courtes et peu nombreuses, des feuilles à folioles pétiolulées assez grandes, ovales atténuées à la base et aussi un peu au sommet, à nervures saillantes surtout en haut, mesurant 30 millimètres sur 20 millimètres. Dans la fleur, le disque est sillonné dans toute sa longueur par les filets staminaux et n'a donc que dix cannelures. Ce paraît bien être une espèce distincte des précédentes, que je nommerai A. de Chevalier (*A. Chevalieri* v. T.).

Enfin, on ne peut terminer cette longue énumération sans rappeler que Poiteau a observé à Saint-Domingue un arbre de ce genre, sans aucun doute transporté d'Afrique par les nègres qui en mangent les fruits, et dont les échantillons, étudiés par Poiret, ont été rapportés par lui au genre Ximénie et décrits en 1808 sous le nom de *Ximenia ferox* (1). A.-P. de Candolle l'a rattaché, en 1824, au *Balanites ægyptiaca* comme variété distincte β *ferox* (2). L'examen des exemplaires originaux de Poiteau, conservés dans l'Herbier du Muséum, ne m'a permis d'incorporer cette plante à aucune des espèces africaines qu'on vient de distinguer. De toutes, elle diffère, notamment, par la longueur de ses épines, qui peuvent dépasser 10 centimètres et qui portent çà et là une ou deux longues épines secondaires. Les feuilles, très brièvement pétiolées, ont les folioles coriaces, ovales, atténuées à la base, arrondies au sommet où elles sont mucronées, à nervures peu visibles, surtout en bas, mesurant 30 millimètres de long sur 20 millimètres de large. Les fleurs, plus longuement pédicellées et plus grandes, ont un disque sillonné seulement à la base, lisse et cireux dans sa région supérieure, et l'ovaire y est surmonté d'un style plus long, dépassant 3 millimètres. Le fruit y est inconnu. Il convient donc, tout au moins d'une façon provisoire, de considérer cette plante comme le type d'une espèce distincte, qui sera l'A. épineuse (*A. ferox* v. T.). Il est dès à présent certain qu'elle n'appartient ni à l'A. d'Égypte, ni à l'A. du Sénégal avec laquelle Perrottet a cru naguère pouvoir l'identifier (3).

En somme, l'examen extérieur des seuls matériaux que j'ai eus à ma disposition m'a conduit déjà à distinguer dans le genre Agialide, limité comme il a été dit plus haut, seize espèces, au lieu d'une seule admise jusqu'à présent. Il y en a sans doute encore d'autres. Dès 1868, en effet, M. Oliver a remarqué, dans l'Herbier de Kew, un exemplaire sans fleurs, à épines fourchues, récolté par Kirk au fleuve Rovuma, sur la côte orientale de l'Afrique du Sud, dont il a dit : « It may belong to a distinct species. It is described as a climbing

(1) Poiret, *Encycl. Botan.*, *Dictionnaire*, VIII, p. 805 et 806, 1808.
(2) A.-P. de Candolle, *Prodromus*, I, p. 708, 1824.
(3) *Loc. cit.*, p. 104, 1830.

shrub » (1). Il se pourrait pourtant que cette espèce appartînt au genre Agielle, qui habite précisément l'Afrique du Sud, comme on le verra plus loin. Je n'ai pas vu d'échantillons provenant du Darfour, où le genre a été signalé par G. Browne, sous le nom arabe de *Heglig*, au cours de son voyage de 1792 à 1798 (2). Je n'ai pas encore pu voir non plus les échantillons récoltés par M. Chaltin dans le district de Lado, au nord-est du Congo belge, que M. De Wildeman a rapportés en 1903 au *Balanites ægyptiaca* (3). Tout récemment enfin, en 1906, M. Dawe a signalé, dans les forêts du Buddu, dans l'Ouganda, une espèce à épines fourchues, déjà décrite, paraît-il, sous le nom de *Balanites Wilsoniana*, comme croissant dans la forêt du Kibali, dans la même région nord-est du Congo belge (4).

Répandu ainsi dans toute la région tropicale de l'Afrique du Nord, depuis la côte occidentale jusqu'en Arabie, le genre Agialide est donc bien loin, comme on voit, d'être monotype.

Dans le genre ainsi constitué et distribué, étudions maintenant, en prenant pour type l'A. d'Égypte et en y comparant ensuite la plupart des autres espèces, de manière à faire ressortir les différences internes qui accompagnent et corroborent les caractères différentiels externes, la structure de la tige, de l'épine, de la feuille, de la racine, de la fleur, du fruit, de la graine et de la plantule issue de sa germination.

3. *Structure de la tige.* — Dans la jeune tige de l'A. d'Égypte, l'épiderme a une cuticule très épaisse, jaune, prolongée latéralement en coin entre les cellules. Il est muni de poils courts, incolores, recourbés en divers sens, pointus au sommet, simples et unicellulaires, à membrane très fortement épaissie, au point d'annuler presque la cavité, mais non lignifiée ; ils tombent plus tard et la surface de la tige devient glabre et luisante. Il offre de nombreux stomates, dont les cellules sont enfoncées chacune

(1) Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 315, 1868.

(2) G. Browne, *Nouveau voyage dans la Haute et Basse Égypte, la Syrie et le Darfour*. Trad. Castera, II, chap. XVIII, p. 37, 1800.

(3) De Wildeman, *Notices sur les plantes utiles ou intéressantes de la flore du Congo*, I, p. 50 et suiv., 1903.

(4) Dawe, *Report on a Bot. miss. through the forest distr. of Buddu and Uganda* (Blue book, Londres, 1906, p. 23).

dans un puits assez profond pour paraître situées au-dessous de l'épiderme, dans l'écorce sous-jacente ; elles sont toujours dirigées transversalement et leur membrane lignifie ses bandes d'épaississement.

L'écorce, assez mince, est pourtant subdivisée en quatre couches. L'externe est formée de cellules étroites, très allongées radialement et recloisonnées tangentiellement, en un mot palissadique ; elle renferme des cellules arrondies à mâcles sphériques d'oxalate de calcium et se creuse d'une chambre aérifère sous chaque stomate. La seconde se compose de plusieurs assises de cellules également à parois minces, mais aplaties tangentiellement et contient aussi des mâcles sphériques. La troisième est formée d'une seule assise, qui est l'avant-dernière de l'écorce, dont les cellules, aplaties tangentiellement, se différencient de bonne heure en épaississant, lignifiant et ponctuant leur membrane de manière à entourer le stèle d'un anneau scléreux. Enfin, la quatrième, formée aussi d'une seule assise, qui est l'endoderme, conserve minces et cellulosiques les parois de ses cellules aplaties et par là se trouve nettement différenciée. Un peu plus tard, il est vrai, l'anneau scléreux sus-endodermique s'épaissit çà et là par adjonction d'une cellule scléreuse, empruntée soit en dehors à l'antépénultième assise de l'écorce, soit en dedans à l'endoderme ou à l'assise externe du péricycle, soit des deux côtés à la fois ; il devient ainsi plus ou moins irrégulier.

Le péricycle est épais et différencie, en dehors de chacun des faisceaux libéroligneux de la stèle, un faisceau fibreux cylindrique, comptant environ quinze épaisseurs de fibres à membrane très épaisse, lignifiée surtout dans la couche mitoyenne. Latéralement, ces faisceaux sont séparés l'un de l'autre par des arcs de parenchyme plus larges qu'eux, ne comptant pourtant pas plus de trois ou quatre largeurs et de cinq épaisseurs de grandes cellules à parois minces, aplaties tangentiellement. En dehors, ils demeurent séparés de l'anneau scléreux cortical par l'endoderme à parois minces, excepté dans les points où s'est faite, tardivement, l'adjonction signalée plus haut, qui les soude çà et là localement à l'anneau. En dedans, il subsiste également, entre eux et le liber, une assise de cellules vivantes à parois minces.

Les faisceaux libéroligneux sont étroits, séparés par des rayons qui, suivant la hauteur où ils sont coupés, sont formés de une à quatre séries de cellules fortement allongées radialement, à membrane épaissie, lignifiée et ponctuée dans la traversée du bois. Le liber, primaire et secondaire, plus large que le faisceau fibreux péricyclique qu'il dépasse de chaque côté, est épais et tout entier mou. Le bois primaire, dont la pointe fait saillie dans la moelle, se compose de vaisseaux la plupart dissociés ou écrasés, entourés de cellules à parois minces et non lignifiées. Le bois secondaire est épais, sans couches concentriques, composé de larges vaisseaux isolés, espacés en séries radiales, qui manquent même çà et là dans certains faisceaux, et d'un mélange de fibres lignifiées avec des cellules de parenchyme. La moelle est homogène, tout entière parenchymateuse, à membranes peu ou point lignifiées.

Ce n'est que très tard, comme il a été dit plus haut (p. 226), que la surface de la tige, d'abord velue, puis glabre et luisante, se fendille par la formation d'un périderme. Celui-ci se développe d'abord par places isolées, qui se rejoignent plus tard, aux dépens de l'assise corticale externe, en exfoliant l'épiderme. Le liège est formé de cellules carrées à membranes minces; le phelloderme, au contraire, de cellules plates à membrane moyennement épaissie et lignifiée.

Dans une branche assez âgée pour offrir ces débuts de phelloderme, ayant 8 à 10 millimètres de diamètre, par exemple, non seulement l'anneau scléreux cortical s'est épaissi davantage par adjonction de nouvelles cellules scléreuses, en dehors et en dedans, mais encore le liber secondaire a formé, dans chaque faisceau, deux et même par endroits trois arcs fibreux superposés, dont l'externe est le plus épais. En un mot, par les progrès de l'âge, le liber secondaire se stratifie lentement.

L'existence dans la tige jeune d'un anneau scléreux en dehors des faisceaux fibreux a été signalée et figurée par M. Engler, en 1896, dans une plante rapportée à l'A. d'Égypte (1); elle a été mentionnée aussi par M. Solereder en 1899 (2); mais sans que l'origine corticale et sus-endodermique, qui

(1) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 4, p. 356, fig. 189, L, 1896.
(2) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 210, 1899.

fait le caractère original de cet anneau, ait été précisée.

A défaut d'un tronc âgé appartenant avec certitude à l'A. d'Égypte, j'ai pu, dans la Collection des Bois du Muséum, en examiner un, mesurant 10 centimètres de diamètre, provenant de l'espèce récoltée en Abyssinie par M. Schimper sous le n° 1222, c'est-à-dire, comme on l'a vu plus haut (p. 229), de l'A. d'Abyssinie. Le périderme, progressivement épaissi, s'y montre persistant à sa place primitive, sans qu'il y ait formation de rhytidome. Crevassée en dehors, la couche de liège y conserve toutes ses parois minces, tandis que le phelloderme lignifie, mais sans les épaissir beaucoup, les membranes de la plupart de ses cellules. L'épais anneau scléreux sus-endodermique s'est rompu en arcs irréguliers, séparés latéralement par du parenchyme cortical de nouvelle formation ; mais ceux de ces arcs qui sont superposés aux faisceaux fibreux péricycliques en demeurent isolés par l'assise à parois minces, qui est l'endoderme primitif, encore reconnaissable à ce caractère et dans ces points, malgré l'âge avancé de la tige. Dans les larges rayons de la région externe du liber secondaire, le parenchyme a différencié des noyaux scléreux irréguliers, englobant de grandes cellules à mâcles sphériques. Dans ses compartiments s'échelonnent, disposés à la fois en séries radiales et en cercles concentriques, de nombreux groupes fibreux alternant avec des bandes de liber mou ; on y compte une vingtaine de ces alternances, qui sont surtout régulières dans la zone interne la plus jeune. Pourvu de couches concentriques peu marquées, dont il y a aussi une vingtaine dans le tronc étudié, le bois secondaire a ses compartiments étroits séparés par de très larges rayons, comptant jusqu'à quinze et vingt séries de cellules fortement allongées radialement, beaucoup plus larges par conséquent à cet âge qu'ils ne sont au début. Formés surtout de fibres, mélangées de nombreuses cellules de parenchyme isolées ou rapprochées par petites bandes, les compartiments renferment de larges vaisseaux ponctués, isolés et distants. Aussi le bois de cet arbre est-il très dur et très estimé, notamment pour la fabrication des charrues, des massues, etc.

Les traits essentiels de cette remarquable structure, tant primaire que secondaire, se retrouvent dans la tige de toutes les

autres espèces étudiées. Les différences sont légères et il suffira de signaler ici les principales.

Dans l'épiderme, la cuticule jaune peut s'épaissir davantage, jusqu'à dépasser le double de la hauteur de la cavité cellulaire (A. cunéifoliée, noire, de Chevalier, etc.); les stomates peuvent ne pas lignifier du tout leur membrane (A. de Schimper, rotondifoliée, etc.); ils peuvent être plongés plus profondément dans l'écorce, jusque vers le milieu de son épaisseur (A. de Chevalier). Dans l'écorce, la couche exerne peut n'être que faiblement palissadique (A. rotondifoliée, de Barter, de Chevalier, agglomérée, etc.); l'anneau scléreux peut renfermer à son bord externe soit des mâcles sphériques (A. de Schimper), soit des cristaux solitaires octaédriques (A. de Barter). Dans la stèle, les faisceaux libéroligneux sont parfois séparés par des rayons plus larges qu'à l'ordinaire, ayant jusqu'à huit séries de cellules (A. du Sénégal); ou bien ils sont eux-mêmes plus larges que d'habitude (A. de Barter). Dans le bois secondaire, les vaisseaux sont quelquefois plus rares, et même absents dans certains faisceaux (A. du Sénégal, etc.).

4. *Structure de l'épine.* — N'étant autre chose, comme on l'a vu plus haut, qu'un rameau surnuméraire, complètement dénué de feuilles ou ne produisant que de très petites écailles, l'épine offre essentiellement la même structure que la tige, et même les modifications qui la caractérisent dans l'espèce considérée, comme, par exemple, la zone corticale externe faiblement palissadique dans l'A. agglomérée, ou la largeur des rayons de la stèle dans l'A. du Sénégal. Il y a toutefois une différence constante dans la structure du bois secondaire, toujours très développé. Elle consiste en ce qu'il est composé exclusivement de fibres et de cellules de parenchyme mélangées, sans aucun vaisseau (A. de Schimper, rotondifoliée, du Sénégal, de Tombouctou, agglomérée, épineuse, etc.). C'est seulement dans l'A. d'Égypte que j'y ai trouvé, et seulement dans quelques-uns des faisceaux constitutifs, un, deux ou trois vaisseaux espacés suivant le rayon.

Cette absence de vaisseaux dans le bois secondaire peut paraître naturelle, étant donné que le rameau-épine ne porte

pas de feuilles. Cependant, si l'on remarque que, grâce aux nombreux stomates de son épiderme et à la zone externe verte et palissadique de son écorce, il joue, dans l'assimilation du carbone et dans la chlorovaporisation, un rôle actif, on pourra s'étonner de voir que les vaisseaux du bois primaire suffisent à lui apporter le liquide nécessaire à ce double fonctionnement.

5. *Structure de la feuille.* — La feuille de l'A. d'Égypte prend à la tige au nœud trois méristèles, dont les deux latérales, munies d'un seul faisceau libéroligneux, quittent la stèle un peu au-dessous de la médiane, qui, à son point de départ, possède côte à côte trois faisceaux distincts.

A leur entrée dans le pétiole, ces trois méristèles perdent leur faisceau fibreux péricyclique, qui est remplacé par un faisceau de collenchyme. En même temps, elles se ramifient latéralement et s'étalent en un arc, qui rejoint ses bords en haut en une courbe fermée, non sans avoir au préalable détaché de chacun d'eux une branche, qui en s'unissant à sa congénère forme dans la région centrale une méristèle orientée normalement, c'est-à-dire tournant en bas le liber, en haut le bois de son faisceau libéroligneux. L'épiderme du pétiole est pareil à celui de la tige, avec son épaisse cuticule, ses poils et ses stomates transversaux et profonds. L'écorce, au contraire, est homogène dans toute son épaisseur, sans couche palissadique et sans anneau scléreux, avec beaucoup de cellules à mâcles sphériques dans sa zone externe et aussi dans sa zone interne, où elles sont énormes. La courbe méristélique et la méristèle incluse ont dans leur péridesme des arcs de collenchyme en dehors de leurs faisceaux libéroligneux. Chacun des deux pétiolules est conformé en petit comme le pétiole, mais sans méristèle incluse.

Le limbe des deux folioles a son épiderme pareil sur les deux faces et conformé comme dans la tige, avec cuticule épaisse et jaune, poils scléreux non lignifiés et stomates profonds, chacun au fond d'un puits ; mais ici la margelle du puits stomatique, au lieu de se terminer au ras de la surface, comme dans la tige et le pétiole, fait saillie en forme de cratère. L'écorce est mince, semblable aussi sur les deux faces, à cellules allongées perpendiculairement à la surface, en un mot palissadique, excepté

dans la zone moyenne, où se ramifient les méristèles. Elle renferme de nombreuses cellules à mâcles sphériques. Les méristèles sont dépourvues de fibres péridesmiques; la médiane a un arc collenchylateux sous le liber. Entre elles, on voit çà et là des groupes de grandes cellules vasculaires, d'origine corticale.

Cette même structure de feuille se retrouve, dans les traits essentiels, chez toutes les autres espèces. Elle offre pourtant quelques modifications intéressantes.

Le pétiole tantôt renferme, dans sa courbe méristélique fermée, une méristèle surnuméraire normalement orientée, comme dans l'A. d'Égypte (A. de Schimper, d'Arabie, de Barter, membraneuse, agglomérée), tantôt en est dépourvu (A. cunéifoliée, de Palestine, de Tombouctou, etc).

Le limbe a quelquefois son épiderme faiblement cutinisé (A. de Palestine, de Barter, etc.), dépourvu de poils (A. cunéifoliée, de Schimper, noire, etc.), à margelles stomatiques non saillantes (A. de Palestine, de Barter, de Tombouctou, agglomérée, etc.). Son écorce est quelquefois plus mince et faiblement palissadique (A. du Sénégal, de Barter, d'Arabie, agglomérée, etc.). Ailleurs, au contraire, elle est plus épaisse et plus fortement palissadique (A. cunéifoliée, noire, de Tombouctou, etc.). Ses méristèles, ordinairement dépourvues de fibres, comme dans l'A. d'Égypte, ont parfois au-dessous du liber un arc fibreux plus ou moins épais et plus ou moins fortement lignifié (A. cunéifoliée, noire, etc.).

Ces diverses modifications de la structure foliaire s'ajoutent aux différences de la forme signalées plus haut, pour distinguer et caractériser les espèces.

6. *Structure de la fleur, du fruit et de la graine.* — La structure de la fleur est essentiellement la même dans toutes les espèces. Partout les cinq sépales, disposés en quinconce, ont leurs deux surfaces couvertes de poils blanchâtres, semblables à ceux de la tige, des feuilles et des pédicelles floraux, courts, recourbés et mats en bas, longs, droits et luisants en haut. Partout les cinq pétales, qui sont imbriqués, sont glabres sur les deux faces et, dans l'androcée obdiplostémone, les étamines, glabres aussi, ont des anthères à quatre sacs, dorsi-

fixes et oscillantes, à déhiscence longitudinale introrse, avec grains de pollen sphériques à trois plis. Partout le disque cupuliforme qui entoure la base de l'ovaire a son épiderme muni de poils à sa base même, puis recouvert, sur toute la surface externe, de courtes papilles en forme de battant de cloche, à membrane fortement épaissie et lignifiée, qui lui donnent un aspect singulier ; il est entièrement glabre sur sa face interne. Son écorce, formée de cellules très étroites et fortement allongées dans le sens de l'axe, offre à sa base quelques fascicules vasculaires, qui ne pénètrent pas dans sa longueur.

Partout le pistil a un style glabre et brun, simple et plus ou moins atténué au sommet, qui est entier ou terminé par cinq très petites dents. Mais l'ovaire est tout revêtu de longs poils soyeux ordinairement blancs, parfois jaunâtres, pareils à ceux de la face interne des sépales, très serrés et redressés, à membrane fortement épaissie, mais non lignifiée. Les cinq carpelles épipétales qui composent le pistil sont fermés tout du long et concrescents tout du long en un ovaire à cinq loges, dont les cloisons sont concrescentes au centre, où cheminent les méristèles marginales. Au sommet de chaque loge, dont la paroi interne est entièrement glabre, celles-ci donnent une branche, qui descend dans un unique ovule anatrope à raphé ventral. hyponaste par conséquent. Cet ovule a un nucelle qui persiste au moment de l'épanouissement de la fleur, recouvert de deux téguments. Le tégument externe n'a, vers le milieu de la longueur, que quatre assises du côté externe, opposé au raphé, mais il s'épaissit autour de l'exostome. L'interne n'a aussi que quatre assises dans la région inférieure, mais il s'épaissit beaucoup et en prend une dizaine vers le milieu, pour s'amincir de nouveau autour de l'endostome. Celui-ci pénètre, ainsi rétréci, dans l'exostome, mais sans en dépasser l'orifice. Le nucelle aussi s'amincit au sommet, pour s'avancer assez loin dans l'endostome. Ainsi constitué, l'ovule est donc perpariété, bitegminé, dipore.

Le fruit mûr, dont la forme, la dimension, la couleur et la qualité varient quelque peu suivant les espèces, comme il a été dit plus haut, est toujours une drupe, à la base de laquelle adhère le disque persistant. Cette drupe n'a qu'un noyau, renfermant

une seule graine. Pendant le développement de l'ovaire en fruit, quatre des loges avortent donc régulièrement avec leurs ovules. La structure du fruit est partout essentiellement la même. C'est chez l'A. du Sénégal que je l'ai surtout étudiée.

La drupe est jaune, en forme de prisme à cinq pans un peu concaves, avec au sommet une petite pointe et à la base, autour du disque persistant, une dépression en étoile à cinq rayons ; elle mesure 25 millimètres de long sur 20 millimètres de large. L'épicarpe jaune, scléreux et cassant, joint au mésocarpe brun, pulpeux et sucré, n'ont ensemble que 3 millimètres d'épaisseur. Débarrassé de la pulpe, le noyau est blanc, arrondi à la base, pentagonal sur les flancs, terminé en pointe, pyramidal, au sommet, et marqué à la base d'un anneau saillant provenant de la sclérose du disque ; il mesure 22 millimètres de long sur 14 millimètres de large et 3 millimètres d'épaisseur. Il renferme une graine blanche de même forme pyramidale à cinq pans, qui le remplit complètement et mesure 14 millimètres de long sur 8 millimètres de large. Sous un tégument très mince, où la méristèle du raphé est peu marquée, la graine renferme un embryon droit incombant à radicule supère, muni de deux très épaisses cotyles plan-convexes et oléagineuses, sans albumen.

7. *Germination et structure de la plantule.* — Grâce à l'obligeance de M. Dybovski, j'ai pu étudier une plantule d'A. du Sénégal obtenue de germination au Jardin colonial de Nogent-sur-Marne, ce qui m'a permis de combler, notamment en ce qui concerne la structure de la racine, une lacune de mes observations, limitées jusqu'ici aux échantillons secs des Herbiers.

Les cotyles demeurant sous terre, comme il a été dit p. 228, toute la tige est épicotylée ; elle mesure 20 centimètres de hauteur. Sa région inférieure, longue de 6 centimètres, a produit successivement neuf feuilles, isolées suivant 2/5, actuellement tombées, mais dont la cicatrice offre à son aisselle un petit bourgeon non développé et au-dessus une petite épine, visible surtout à partir de la cinquième feuille. Dans la région supérieure, longue de 14 centimètres, les feuilles subsistent, pétiolées et stipulées, avec deux folioles latérales, dont le limbe ovale étroit mesure 20 à 25 millimètres de long sur 8 à 10 millimètres de

large, et une petite languette terminale. Chacune d'elles offre à son aisselle un bourgeon, non développé d'ordinaire, et une épine superposée ; à trois nœuds seulement, le bourgeon s'est allongé en un rameau feuillé et épineux. Ainsi, dès son état le plus jeune, la région aérienne de la plante présente les mêmes caractères qu'à l'âge adulte.

Dans le sol, la tige se prolonge, au-dessous des cicatrices des cotyles détachées, par une racine terminale plus grosse qu'elle, portant des racines secondaires, elles-mêmes déjà ramifiées.

Considérée dans sa région supérieure, la racine terminale ou pivot a déjà son écorce exfoliée par un périderme péricyclique, dont le liège a ses membranes très minces et non lignifiées. Au centre, se voient quatre faisceaux ligneux primaires autour d'une moelle non lignifiée. Alternes avec eux et séparés l'un de l'autre par de larges rayons à cinq séries de cellules, s'étendent quatre très larges faisceaux libéroligneux secondaires, subdivisés chacun par des rayons plus étroits en six faisceaux en éventail. Ils sont séparés du périderme par une couche épaisse de parenchyme, dépourvue de tout élément scléreux, qui provient du recloisonnement du péricycle primitif.

Pour observer la racine dans sa structure primaire, il faut recourir à une jeune radicelle de second ordre. Sous l'assise pilifère, l'écorce, homogène et à parois minces, plus tard lignifiées, se termine par un endoderme à cadres subérisés peu marqués. La stèle a un péricycle unisérié et trois faisceaux ligneux, qui confluent au centre en une étoile à trois branches, alternes avec trois faisceaux libériens.

En somme, primaire ou secondaire, la racine de cette plante offre la structure normale.

Considérée à un centimètre environ de l'insertion des cotyles, la tige épicotylée a déjà pris ses caractères essentiels, avec un pachyte assez épais. En dehors de chaque faisceau de liber primaire, écrasé latéralement, le péricycle offre un étroit faisceau cylindrique de fibres faiblement lignifiées. L'épiderme, encore dépourvu de poils, est déjà fortement cutinisé et pourvu de stomates profonds, transversaux et à membrane lignifiée. Mais l'écorce, qui renferme, çà et là, des mâcles sphériques, n'est pas encore différenciée ; on n'y voit, en effet, ni couche palissadique

en dehors, ni anneau scléreux en dedans. C'est plus haut seulement qu'elle acquiert ses caractères définitifs.

Le premier rameau formé par la tige principale, bien qu'ayant encore son épiderme dépourvu de poils, offre déjà dans son écorce et l'assise palissadique externe et l'anneau scléreux sus-endodermique, çà et là épaissi et relié aux faisceaux fibreux péricycliques par la sclérose de quelque cellule endodermique.

Une des premières feuilles de cette plantule offre dans son pétiole une courbe méristélique fermée, composée de neuf faisceaux libéroligneux pourvus chacun d'un arc péridesmique collenchymateux, sans faisceau interne. Le limbe, pareil sur les deux faces, a un épiderme glabre avec stomates lignifiés, au fond d'autant de puits à margelle non saillante, et une écorce homogène avec méristèles sans fibres et paquets de vaisseaux corticaux.

II

Genre AGIELLE.

Défini comme il a été dit plus haut (p. 225), le genre Agielle (*Agiella* v. T.) a pour type la plante récoltée en 1853 par Welwitsch dans l'Angola (n° 1705), considérée par lui comme une espèce de *Balanites* distincte du *B. ægyptiaca*, qu'il a nommée dans son Herbier *B. angolensis*, mais regardée comme une simple variété *angolensis* du *B. ægyptiaca* et publiée comme telle, d'abord en 1868 par M. Oliver (1), plus récemment par M. Hiern en 1896 (2). Ce sera l'Agielle d'Angola (*Agiella angolensis* [Welwitsch ms.] v. T.).

Comme pour le genre Agialide, commençons par préciser les caractères extérieurs de cette espèce type, dont un exemplaire complet, conservé dans l'Herbier de l'École polytechnique de Lisbonne, m'a été obligeamment communiqué par M. Pereira Coutinho, professeur de Botanique à cette École.

1. *Caractères extérieurs de l'espèce type.* — C'est un arbuste

(1) Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 315, 1868.
(2) Hiern, *Catalogue of the african plants collected by Welwitsch*, I, p. 119, 1896.

de 2 à 3 mètres de haut, croissant exclusivement sur les collines sableuses du rivage, dans le district de Loanda, aux environs de cette ville, à Cacuaco, à l'embouchure du Bengo, et jusqu'à Prata, associé à des Capparidées, très épineux en sol sec et pauvre, peu en sol humide et riche, pubescent dans toutes les parties jeunes. Plus tard, rameaux et épines prennent une surface lisse, jaune rougeâtre et sillonnée en long. Les épines, longues de 4 à 8 centimètres, portent non loin du sommet soit une ou deux petites écailles, soit une ou deux feuilles normales et à leur aisselle deux bourgeons superposés, qui peuvent avorter tous les deux ou se développer l'inférieur en un court rameau feuillé ou en un groupe floral, le supérieur en une courte épine secondaire ; en un mot, elles sont diversement ramifiées. Le fait qu'ici ce sont des rameaux feuillés qui se terminent en épines, établit une première différence entre cette plante et les Agialides.

Brièvement pétiolées et stipulées, les feuilles, conformées d'ailleurs comme chez les Agialides, ont leurs deux folioles sessiles, coriaces, ovales, à bord entier, atténuées à la base, arrondies et mucronées au sommet, à nervures peu visibles en haut, où elles sont verdâtres et luisantes, saillantes en bas, où elles sont jaunâtres et ternes, mesurant en moyenne 25 millimètres de long sur 15 millimètres de large ; le pétiole n'a que 2 millimètres de long.

Disposées, en plus ou moins grand nombre en grappes contractées, ou fausses ombelles, sessiles ou brièvement pédonculées, à l'aisselle des feuilles des rameaux longs, ou des écailles et des feuilles des épines, les fleurs, dont la pédicelle mesure 15 à 20 millimètres, ont le calice, la corolle, l'androcée et le disque conformés comme chez les Agialides. Les pétales, notamment, y sont glabres sur les deux faces. Le disque a aussi deux séries de cannelures alternes, avec la moitié supérieure plus longue et oblique, ce qui lui donne un aspect particulier, celui d'un tronc de pyramide à dix faces creuses. Mais ici, contrairement à ce qui a lieu dans le genre précédent, l'ovaire est complètement glabre et brun noir, comme le style épais, court et tronqué qui le surmonte. De là un caractère frappant, non aperçu jusqu'ici, qui sépare cette plante non seulement

comme espèce d'avec l'Agialide d'Égypte, mais encore comme genre d'avec toutes les Agialides.

La conformation du fruit vient corroborer cette séparation. C'est une drupe ovoïde, jaune orangée, luisante, mesurant 30 millimètres de long sur 20 millimètres de large. Sous l'exocarpe dur et cassant, le mésocarpe pulpeux, mince et non comestible, entoure un endocarpe mince et crustacé. C'est surtout cette minceur et cette consistance parcheminée du noyau qui paraît avoir conduit Welwitsch à regarder sa plante comme une espèce distincte. Bien qu'il ne se soit pas expliqué à ce sujet, c'est elle aussi que M. Oliver semble avoir eu en vue lorsqu'il a écrit, en 1868 : « The fruit of this variety differs so remarkably from that of the ordinary form that the plant may probably be specifically distinct. I do not detect any différence, however, in the flower (1) ». L'absence de poils sur l'ovaire, pourtant si caractéristique, lui a donc échappé.

2. *Distinction externe des autres espèces.* — Un autre échantillon (n° 1705 *b*) a été récolté en fleurs, mais sans fruits, en novembre 1853 par Welwitsch, sur les collines de la côte aussi, mais plus au Nord entre Ambriz et Quissembo, à la limite du district de Loanda et de celui du Congo. Il ne diffère guère du type que par ses feuilles, dont les folioles ont leur réseau de nervures aussi fortement marqué en haut qu'en bas. On peut donc le considérer comme une simple variété, que je nommerai superréticulée (*superreticulata*) de l'A. d'Angola (*A. angolensis*).

Il en est tout autrement de l'exemplaire (n° 1706), récolté en fleurs et fruits en octobre 1859 par le même botaniste, dans le district de Mossamédès, au sud de l'Angola, dans l'intérieur de la région, sur les pentes boisées de la vallée du Maiombo, près de Pomangâla, toujours associé aussi à des Capparidées. C'est un petit arbre de 2 à 3 mètres de haut, à couronne très rameuse et touffue, qui diffère encore du type : par des feuilles à folioles moitié plus petites, mesurant seulement 15 millimètres de long sur 8 millimètres de large, et à réseau de nervures saillant sur les deux faces ; par des fleurs moins nombreuses dans

(1) *Loc. cit.*, p. 315, 1868.

l'ombellule et plus petites dans toutes leurs parties, dont le pédicelle notamment ne mesure que 3 millimètres ; enfin par la couleur rouge de ses fruits. Il s'agit bien ici d'une espèce distincte, que je nommerai Agielle de Welwitsch (*Agiella Welwitschi* v. T.). Elle a été à tort identifiée par Welwitsch dans son Herbier avec son *Balanites angolensis*, et par M. Hiern avec l'*Agialida ægyptiaca* (1).

Ainsi défini, à la fois par ses épines feuillées, son ovaire glabre et son fruit à noyau parcheminé, le genre Agielle se réduit pour le moment à ces deux espèces. Il faudra peut-être y joindre plus tard, lorsqu'il aura été retrouvé avec fleurs et fruits, l'arbuste grimpant découvert par Kirk au fleuve Rovuma, sur la côte orientale de l'Afrique du Sud, déjà signalé plus haut (p. 235). Ce sera la preuve que le genre Agielle traverse toute la zone tropicale sud du continent africain, comme on a vu plus haut que le genre Agialide en traverse toute la zone tropicale nord.

Étudions maintenant la structure de ce genre, ainsi composé et distribué, en prenant pour type l'Agielle d'Angola.

3. *Structure de la tige, de l'épine, de la feuille et de la fleur.* — Dans ses traits essentiels, la structure du corps végétatif de l'A. d'Angola, prise comme type, est la même que chez les Agialides ; il suffira donc de noter les quelques différences.

Dans la tige, l'épiderme a une cuticule énorme, plus épaisse que la hauteur des cellules, des stomates profonds et transversaux, à membranes tout d'abord non lignifiées et des poils offrant, dans l'épaisseur de leur membrane non lignifiée, une bande spiralée, çà et là double, qui leur donne un aspect remarquable. L'écorce a son assise externe formée de cellules aplaties et c'est seulement sa seconde assise qui allonge radialement ses cellules et les recloisonne tangentiellement pour former une couche faiblement palissadique, dont les cellules les plus internes contiennent des mâcles sphériques. Il y a donc ici un exoderme différencié, dans lequel le périderme se formera plus tard. Les deux dernières assises corticales sont de nouveau apla-

(1) *Loc. cit.*, p. 120, 1896.

ties, et c'est l'avant-dernière qui, comme chez les Agialides, mais plus tardivement, semble-t-il, se différencie en un anneau scléreux, tout d'abord non ou faiblement lignifié, çà et là doublé en dehors, tandis que la dernière conserve ses parois minces et forme, entre l'anneau scléreux et les étroits faisceaux fibreux péricycliques, un endoderme très net. Dans la stèle, le bois secondaire se distingue par le grand nombre et la largeur des cellules de son parenchyme amylacé et par la tardive lignification de ses fibres. Je n'ai pas pu y étudier de branche assez âgée pour y observer la structure du périderme, ainsi que la stratification du liber secondaire.

L'épine a la même structure que la tige, avec cette différence toutefois que l'anneau scléreux, aussi très tardif et au début pas ou peu lignifié, ne s'y différencie que çà et là, par petits arcs séparés par de larges intervalles, au point de laisser croire au premier abord qu'il fait totalement défaut. C'est déjà un caractère différentiel par rapport aux Agialides. Une seconde différence consiste en ce qu'ici le bois secondaire renferme des vaisseaux, dont la présence est sans doute en relation avec la présence de feuilles, soit directement sur l'épine, soit sur un ramuscule feuillé produit par elle. Il s'en faut cependant que tous les faisceaux libéroligneux en possèdent, la plupart même en demeurent dépourvus ; dans ceux qui en ont, ils sont rares et espacés.

Dans la feuille, le pétiole a une courbe méristélique fermée, dont la région centrale, très étroite et dépourvue de faisceaux surnuméraires, est tout entière collenchymateuse : d'où résulte une différence marquée avec les Agialides. Le limbe de la foliole, pareil sur les deux faces, a son épiderme fortement cutinisé, muni de poils à membrane spiralée et de stomates profonds, mais à margelle non saillante. Son écorce est palissadique dans toute son épaisseur, à l'exception de son assise externe, formée de petites cellules cubiques, qui constitue, ici comme dans la tige et dans l'épine, un exoderme différencié ; elle renferme des mâcles sphériques et des paquets de larges vaisseaux. Ses méristèles sont pourvues d'un arc de fibres péridesmiques lignifiées au-dessous du liber.

Dans la fleur, l'épiderme du disque est lignifié et papilleux,

comme chez les Agialides ; mais celui de l'ovaire est tout autrement conformé. Aucune de ses cellules ne se prolonge en papille ou en poil; il est donc tout à fait glabre, comme il a été dit plus haut. De plus, ses cellules, qui sont légèrement prismatiques, ni ne cutinisent, ni ne lignifient leurs membranes, et aucune d'elles ne se différencie non plus en stomate.

Dans l'A. de Welwitsch, l'écorce de la tige et de l'épine est moins palissadique et celle de la feuille ne l'est pas du tout ; il en résulte que l'exoderme y est moins différencié. L'anneau scléreux de l'épine est complet et fortement lignifié. Enfin les stomates du limbe ont une margelle saillante en forme de cratère. Autant de caractères de structure, qui viennent corrober ceux de la forme extérieure, pour distinguer cette espèce de l'A. d'Angola.

Aux différences constatées plus haut entre la morphologie externe de ces deux espèces et celle des Agialides, la structure vient donc en ajouter plusieurs autres, et l'ensemble est de nature à justifier plus pleinement l'autonomie du genre Agielle. Rappelons notamment l'existence d'un exoderme différencié dans la tige, l'épine et le limbe de la feuille, ainsi que la présence de vaisseaux dans le bois secondaire de l'épine.

III

Genre BALANITE.

Défini et limité comme il a été dit plus haut (p. 224), le genre Balanite (*Balanites* Delile emend.) a pour type la plante de l'Inde que Planchon a séparée spécifiquement d'avec le *B. ægyptiaca*, en 1854, sous le nom de *B. Roxburghi*. C'est donc bien à tort que M. Bennett a émis, en 1875, un doute sur l'autonomie de cette espèce, dont il a dit : « Very nearly allied to, and perhaps only a variety of the *Balanites ægyptiaca* » (1). Ce doute a été érigé en certitude d'abord par M. Engler, qui, en 1896, n'a reconnu, comme il a été dit plus haut (p. 224), qu'une seule espèce dans le genre Balanite (2), et tout récemment, en 1903,

(1) Dans Hooker, *Flora of brit. India*, I, p. 523, 1875.
(2) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 4, p. 355, 1896.

par M. De Wildeman, qui a écrit : « La plante de l'Inde n'est pas, comme on l'a cru longtemps, une espèce particulière ; tout au plus pourrait-on en faire une variété » (1).

Comme pour le genre Agialide, commençons par résumer les caractères extérieurs de cette espèce type, après quoi nous lui comparerons les autres échantillons du même genre que nous avons pu étudier.

1. *Caractères extérieurs de l'espèce type.* — L'Herbier du Muséum possède deux exemplaires de la B. de Roxburgh, cultivée au Jardin Botanique de Calcutta, l'un avec fleurs seulement, provenant anciennement de l'Herbier de Wallich (n° 6855), l'autre avec fleurs et fruits, récolté récemment, le 15 avril 1898, par M. Prain.

C'est un arbre à épines assez courtes, ne dépassant pas 25 millimètres, portant, à l'aisselle d'autant de petites écailles, plusieurs petits bourgeons, dont un se développe parfois en un groupe floral. Les feuilles, stipulées et brièvement pétiolées, ont leurs deux folioles latérales munies d'un court pétiolule, minces, ovales, atténuées à la base, arrondies au sommet qui est mucroné, à bord entier, et mesurant 30 millimètres sur 17 millimètres. La nervure médiane y produit, dans son tiers inférieur, deux paires de nervures latérales peu saillantes et visibles surtout en bas, qui se recourbent vers le haut et remontent vers le sommet.

Comme dans les Agialides et les Agielles, les fleurs sont disposées en fausses ombelles sessiles, soit à l'aisselle des feuilles, soit à l'aisselle d'écailles échelonnées jusqu'à cinq ou six sur un court rameau, ou isolées sur une épine. La fleur a aussi la même conformation que chez les Agialides, à deux différences près. D'abord, les pétales, plus longs ici aussi que les sépales, portent sur toute leur surface supérieure de longs poils blancs soyeux, qui donnent à la fleur épanouie un aspect tout particulier. Ensuite le disque, plus plat et plus épais, sillonné aussi sur sa face inférieure par la pression des filets staminaux, a son bord marqué de dix lobes alternes et offre, vu d'en haut, la

(1) De Wildeman, *Notices sur les plantes intéressantes de la Flore du Congo*, I, p. 51, 1903.

forme d'une étoile à dix branches concaves. Le pistil, dont il entoure la base, a son ovaire velu et son style glabre, comme dans les Agialides.

Beaucoup plus grande que celle des Agialides et des Agielles, la drupe est ovoïde et mesure 50 millimètres de long sur 35 millimètres de large. Mais surtout son noyau, très épais et très dur, comme dans les Agialides, une fois dégagé de la pulpe, se montre tout autrement conformé. Il est ovoïde et sa surface est creusée dans toute sa longueur de dix sillons renfermant chacun une méristèle, cinq plus larges correspondant aux nervures dorsales des carpelles, cinq alternes plus étroites correspondant aux cloisons de l'ovaire. Cette différence dans la conformation du fruit vient s'ajouter à celles qu'offre déjà la fleur pour caractériser les Balanites par rapport aux Agialides et en même temps par rapport aux Agielles.

2. *Distinction externe des autres espèces.* — A ceux de l'espèce type, ainsi caractérisée, comparons maintenant les quelques autres échantillons de l'Inde que j'ai trouvés à examiner.

De son voyage dans l'Inde, en 1830, Jacquemont a rapporté deux groupes d'échantillons de ce genre. Les uns (n° 196), avec fleurs, mais sans fruits, ont des épines courtes et simples, sans feuilles, ni écailles, ni bourgeons. Les feuilles ont leurs deux folioles petites, mesurant 10 millimètres sur 5 millimètres, atténuées en pointe au sommet, à nervures invisibles sur les deux faces. Ce sera la B. de Jacquemont (*B. Jacquemonti* v. T.).

Les autres (n° 272), sans fleurs, mais avec fruits non mûrs, ont de longues et fortes épines munies d'écailles et de bourgeons à leur aisselle, développés çà et là soit en épines secondaires, soit en courts rameaux feuillés. Les feuilles y sont assez longuement pétiolées, à folioles minces, ovales, mesurant 25 à 30 millimètres sur 12 millimètres, à nervures visibles sur les deux faces et tout autrement disposées que dans la B. de Roxburgh. Les fruits non mûrs, ayant atteint sans doute leur longueur, mais pas encore leur largeur définitive, mesurent 50 millimètres sur 10 à 12 millimètres. Ce sera la B. indienne (*B. indica* v. T.).

Enfin, un dernier exemplaire, provenant de l'Herbier de

Griffith (n° 1172), récolté en Birmanie et dans la péninsule Malaise, est sans épines, avec feuilles assez longuement pétiolées, à folioles minces, ovales, à bord gondolé, à nervures peu visibles, mesurant 25 millimètres sur 20 millimètres. Les fleurs y offrent une disposition caractéristique. Elles sont groupées par trois au sommet d'un pédoncule long de 5 millimètres, axillaire d'une feuille. La fleur médiane, qui est terminale, a un pédicelle plus long (4^{mm}) que les deux latérales (3^{mm}), qui ont chacune à sa base une bractée mère. Ainsi constituée, la triade est le début d'une cyme bipare. Ce sera donc la B. triflore (*B. triflora* v. T.). Je n'en ai pas vu le fruit.

En somme, le genre Balanite se trouve ainsi composé, pour le moment, de ces quatre espèces, propres à l'Asie centrale. Il s'agit maintenant d'étudier, à l'aide de ces matériaux, la structure de la tige, de la feuille, de la fleur et du fruit, en insistant sur les traits qui s'ajoutent aux différences externes pour séparer les Balanites des Agialides et des Agielles.

3. *Structure de la tige, de la feuille et de l'épine.* — La tige a un épiderme à cuticule tantôt fortement (B. triflore), tantôt faiblement épaissie (B. de Roxburgh, indienne), avec poils et stomates disposés comme dans les Agialides ; les cellules gélifient quelquefois leur membrane sur la face interne et paraissent alors cloisonnées tangentiellement (B. de Roxburgh).

L'écorce est mince, faiblement palissadique en dehors, parfois réduite à cinq assises et pas du tout palissadique (B. triflore). C'est ici sa dernière assise, c'est-à-dire l'endoderme, qui se sclérifie et forme tout autour de la stèle, en contact direct avec les faisceaux fibreux péricycliques, un anneau continu, çà et là renforcé par l'adjonction soit d'une cellule sus-endodermique en dehors, soit d'une cellule péricyclique dans les intervalles des faisceaux fibreux en dedans. Tandis que l'avant-dernière assise, celle qui se sclérifie chez les Agialides et les Agielles, conserve ici ses parois minces et produit dans beaucoup de ses cellules un gros octaèdre d'oxalate de calcium. De là une différence interne très marquée entre ce genre et les deux autres.

Dans un tronc de la B. de Roxburgh, âgé d'environ vingt ans, dont un fragment est conservé dans la Collection des Bois du

Muséum, j'ai pu étudier la structure du bois secondaire. Blanchâtre et muni de couches concentriques peu marquées, il est coupé de très larges rayons, comptant plus de vingt séries de cellules allongées radialement. Ses compartiments sont composés surtout de fibres, mélangées d'un grand nombre de cellules de parenchyme, isolées ou rapprochées en petites bandes tangentielles. Les vaisseaux y sont larges, mais rares et espacés, isolés ou rapprochés par petits groupes.

Dans la feuille, le pétiole a la même structure que chez les Agialides et les Agielles, avec courbe méristélique tantôt ouverte avec bords rentrants en crochet (B. triflore), tantôt fermée avec (B. indienne) ou sans faisceau interne (B. de Roxburgh). Le limbe a un épiderme faiblement cutinisé, pareil sur les deux faces, avec poils et stomates profonds à cellules lignifiées et margelle tantôt saillante en cratère (B. indienne, triflore), tantôt non proéminente (B. de Roxburgh). Son écorce, toujours mince, est homogène, parfois réduite à six assises semblables (B. indienne), avec méristèles sans fibres, parfois très rapprochées de la face supérieure (B. indienne), et paquets de vaisseaux corticaux.

L'épine a son épiderme faiblement cutinisé, mais lignifié sur la face externe; çà et là, il gélifie la face interne de ses cellules, qui paraissent alors cloisonnées tangentiellement; les stomates y sont profonds, mais moins que d'ordinaire, non enfoncés dans l'écorce. Celle-ci n'est pas du tout palissadique en dehors et différencie son endoderme en un anneau scléreux touchant les faisceaux fibreux péricycliques. Ces faisceaux libéroligneux, plus larges que dans les Agialides et moins allongés radialement, sont séparés par des rayons plus étroits, et entourent une moelle plus large, ce qui donne à la section transversale un aspect différent. Le bois secondaire y est dépourvu de vaisseaux, comme dans les Agialides, d'où une différence avec les Agielles.

En somme, la différence de structure entre les Balanites, d'une part, et les Agialides et Agielles, de l'autre, se montre surtout dans la tige et réside essentiellement dans l'origine endodermique et non sus-endodermique de l'anneau scléreux cor-

tical, l'assise sus-endodermique se différenciant ici en une assise cristalligène.

4. *Structure de la fleur, du fruit et de la graine.* — La fleur n'offre pas d'autre différence de structure que celle qui correspond aux poils soyeux et argentés de la face supérieure des pétales et à la forme étoilée du disque. Comme ceux des sépales et de l'ovaire, les poils des pétales sont simples, unicellulaires et à membrane cutinisée. Quant à la forme aplatie et étoilée du disque, elle provient de ce que la cupule en s'élevant, au lieu de s'amincir en biseau et de rester simple comme dans les deux autres genres, s'épaissit et se bifurque, recourbant en dehors son bord externe le plus gros, en dedans son bord interne le plus mince. A elle seule, cette forme du disque suffirait déjà à distinguer les Balanites des Agialides et des Agielles.

Dans le fruit, la différence consiste en ce que les méristèles carpellaires, noyées et cachées dans l'épaisseur du noyau chez les Agialides, sont saillantes et visibles à sa surface chez les Balanites. Avec une dimension plus grande, la graine a la même conformation. Je n'ai pas encore pu en étudier la germination.

III

Famille des AGIALIDACÉES.

Ensemble les trois genres qu'on vient d'étudier : Agialide, avec seize espèces répandues dans toute la zone tropicale de l'Afrique du Nord et jusqu'en Arabie ; Agielle, avec deux espèces croissant dans la zone tropicale de l'Afrique du Sud ; et Balanite, avec quatre espèces propres à l'Asie centrale, en tout vingt-deux espèces, dont vingt nouvelles et une ancienne restaurée, constituent une petite famille, les *Agialidacées*, dont il faut maintenant résumer les caractères généraux, avant de chercher la place que, d'après eux, il convient de lui attribuer dans la Classification.

1. *Caractères généraux.* — Ce sont des arbres ou des arbustes

épineux, pubescents dans toutes leurs parties jeunes, dont la tige et les branches de divers ordres ont : un épiderme à cuticule très épaisse et jaune, à poils courts et blancs, simples et unicellulaires, dont la membrane est très épaisse mais non lignifiée, à stomates profonds et transversaux, ne s'exfoliant que très tard par la formation d'un périderme exodermique ; une écorce à couche externe verte plus ou moins fortement palissadique, à anneau scléreux interne différencié dans l'endoderme (Balanite) ou dans l'assise sus-endodermique (Agialide et Agielle) ; et une stèle à faisceaux fibreux péricycliques étroits et cylindriques, superposés à autant de faisceaux libéroligneux étroits, séparés par de larges rayons, où le liber secondaire, d'abord tout entier mou, se stratifie plus tard par des couches de fibres, et où le bois secondaire est abondamment pourvu de parenchyme amylacé.

Issue d'un bourgeon surnuméraire superposé au bourgeon axillaire normal, l'épine est d'origine raméale et offre aussi la structure d'un rameau. Tantôt ce rameau ne développe que son entre-nœud basilaire et l'épine est dépourvue de toute trace de feuilles. Tantôt il allonge plusieurs entre-nœuds et l'épine porte alors tout autant de feuilles normales (Agielle) ou de petites écailles, ayant chacune à son aisselle deux petits bourgeons superposés, dont le supérieur s'allonge çà et là en une épine secondaire, l'épine est alors ramifiée comme telle, et dont l'inférieur se développe aussi çà et là soit en un groupe floral, soit en un ramuscule feuillé. Dans tous les cas, avec leurs nombreux stomates et leur couche corticale périphérique verte et palissadique, les épines fonctionnent ici utilement, contribuant avec les feuilles à l'assimilation du carbone et à la chlorovaporisation.

Isolées suivant 2/5, les feuilles sont persistantes, stipulées, composées pennées à une seule paire de folioles latérales sans stipelles, dépourvues de foliole terminale, qui est représentée seulement par une petite languette, et prennent à la stèle de la tige trois méristèles. Le pétiole, qui n'a pas d'anneau scléreux cortical, a ses méristèles unies en une courbe fermée et dépourvues de faisceaux fibreux péridesmiques, remplacés par des faisceaux de collenchyme. Le limbe des folioles, toujours dissymétrique hypodyname, a toujours son bord entier, mais varie de

forme, de grandeur et de nervation suivant les espèces. Pareille sur les deux faces, sa structure offre un épiderme semblable à celui de la tige, une écorce plus ou moins fortement palissadique, renfermant des fascicules de vaisseaux corticaux et des méristèles ordinairement sans fibres péridesmiques.

Groupées en fausses ombelles ou ombellules diversement disposées, les fleurs sont hermaphrodites, actinomorphes et pentamères dans toutes leurs parties. Les sépales sont égaux, libres, à préfloraison quinconciale, toujours velus sur les deux faces. Les pétales sont égaux, libres, à préfloraison imbriquée, toujours glabres en dessous, tantôt glabres (Agialide et Agielle), tantôt velus (Balanite) en dessus. L'androcée obdiplostémone a ses étamines égales, libres, glabres, à anthères dorsifixes et oscillantes, à quatre sacs à déhiscence longitudinale introrse, à grains de pollen sphériques à trois plis. Un disque cupuliforme (Agialide), en tronc de pyramide (Agielle), ou étoilé (Balanite), à épiderme externe papilleux et lignifié, dépourvu de méristèles, entoure la base de l'ovaire.

Le pistil a cinq carpelles épipétales, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire à cinq loges, surmonté d'un style court, simple, tronqué au sommet qui est marqué de cinq très petites dents. L'ovaire est velu (Agialide et Balanite) ou glabre (Agielle); le style est toujours glabre. Chaque loge renferme, attaché au sommet de l'angle interne, en placentation axile, un seul ovule pendant, anatrope à raphé ventral, hyponaste par conséquent. Il est formé d'un nucelle persistant, recouvert de deux téguments dont l'interne ne dépasse pas l'externe; en un mot, il est perpariété, bitegminé, dipore.

Le fruit est une drupe, à la base de laquelle adhère le disque persistant. Sous un mince épicarpe scléreux et un mésocarpe pulpeux, mince, parfois comestible (Agialide), se trouve un seul noyau, ne renfermant qu'une seule graine. Pendant le développement du pistil en fruit, quatre des loges ont donc avorté avec leurs ovules. Tantôt mince et parcheminé (Agielle), tantôt épais et ligneux (Agialide et Balanite), cet unique noyau, tantôt renferme les méristèles carpellaires qu'on n'aperçoit pas à sa surface (Agialide), tantôt les laisse en dehors de lui, appli-

quées au nombre de dix contre sa surface externe, dans autant de sillons visibles du dehors (Balanite).

Sous un tégument mince et papyracé, la graine renferme un gros embryon droit, incombant, à radicule supère, à cotyles très épaisses, plan-convexes, oléagineuses et aleuriques, sans albumen.

A la germination, les cotyles sont hypogées et la tige épicotylée, munie d'une racine terminale tétramère, prend tout de suite sa conformation externe caractéristique, notamment ses épines et ses feuilles à folioles géminées. Elle ne tarde pas non plus à prendre sa structure définitive, notamment son remarquable épiderme et son écorce avec ses deux couches différenciées, l'externe palissadique, l'interne scléreuse.

2. *Place de la famille dans la Classification.* — La dernière question qui nous reste à résoudre est de savoir quelle place les caractères généraux établis dans ce travail et qu'on vient de résumer conduisent à attribuer à la famille des Agialidacées ainsi constituée.

Pour Linné en 1753, et plus tard encore, en 1808, pour Poiret, ces arbres appartenaient, comme on l'a vu (p. 223), au genre Ximénie (*Ximenia*). Leur autonomie générique, sous le nom de Agialide, date d'Adanson, en 1763. Delile, qui en a fait indûment le genre Balanite (*Balanites*) en 1802, l'a classé en 1813 dans les Zygophyllacées, entre les genres Zygophylle et Fagonie (1). A.-P. de Candolle, en 1824, l'a rangé aussi dans les Zygophyllacées, sans doute à cause de la similitude dans la conformation foliaire, qui a donné leur nom aux Zygophylles, mais tout à la fin du groupe et avec ce doute : « *An hujus ordinis ?* » (2). Néanmoins, c'est encore à côté du genre Ximénie, dans la famille des Olacacées, que les auteurs de la Flore du Sénégal l'ont classé en 1830-1833 (3), et c'est à la suite de cette famille, comme genre affine, qu'Endlicher l'a rangé, en 1840 (4). A l'exemple de A.-P. de Candolle, M. Hooker l'a

(1) Delile, *Description de l'Égypte*, II, p. 221, 1813.
(2) A.-P. de Candolle, *Prodromus*, I, p. 708, 1824.
(3) Guillemin, Perrottet et Richard, *Floræ Senegambiæ Tentamen*, I, p. 104, 1830-1833.
(4) Endlicher, *Genera*, p. 1043, 1840.

placé en 1849 dans les Zygophyllacées (1). En 1862, Bentham, plus tard, en 1868, M. Oliver et, en 1875, M. Bennett l'ont rangé parmi les Simarubacées (2) et plus récemment, en 1896, M. Hiern a adopté cette opinion (3) ; tandis que, la même année, M. Engler le classait de nouveau, comme type d'une tribu distincte, il est vrai, les *Balanitoïdées,* dans la famille des Zygophyllacées (4). Enfin Baillon, qui incorporait, en 1873, les Simarubacées et les Zygophyllacées à la famille des Rutacées, y rangeait naturellement aussi le genre Balanite, mais comme type d'une série distincte (5).

Dans un travail déjà ancien, étudiant la famille des Simarubacées au point de vue de la structure de la tige et de la feuille, j'ai montré incidemment que le genre Balanite doit en être exclu (6). Aussi peut-on s'étonner qu'il ait été tout récemment encore conservé dans cette famille par un anatomiste aussi avisé que M. Solereder (7). Quant aux Zygophyllacées, il suffira de faire remarquer que l'ovule y a un nucelle transitoire, en un mot est transpariété (8), pour avoir démontré que nos plantes, où l'ovule est pourvu d'un nucelle permanent, en un mot est perpariété, ne peuvent pas y être incorporées.

Les Agialidacées constituent donc bien, dans la classe des Dicotyles, une famille autonome. Elles y appartiennent à la sous-classe des Hétéroxylées Ovulées et à l'ordre des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées. Dans cette ordre immense, ayant un périanthe double avec corolle dialypétale, un androcée diplostémone et un pistil libre à carpelles fermés, elles viennent se ranger dans l'alliance des Géraniales, définie par cet ensemble de caractères (9). Cette alliance est très vaste et comprend jus-

(1) Hooker, *Niger Flora*, p. 270, 1849.

(2) Bentham et Hooker, *Genera*, I, p. 314, 1862. — Oliver, *Flora of trop. Africa*, I, p. 315, 1868. — Bennett, dans Hooker, *Flora of brit. India*, I, p. 522, 1875.

(3) Hiern, *Cat. of the afric. plants collected by Welwitsch*, I, p. 119, 1896.

(4) Engler, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 4, p. 355, 1896.

(5) Baillon, *Histoire des plantes*, IV, p. 403, 1873.

(6) Ph. van Tieghem, *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des Scienc. nat., Bot., 7e série, p. 93, 1885).

(7) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 207, 1899.

(8) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur Classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot. XIV, p. 357, 1901) et *Éléments de Botanique*, 4e édit., II, p. 633, 1906.

(9) *Éléments*, t. II, p. 383.

qu'ici trente et une familles (1). Ayant la fleur pentamère dans toutes ses parties, avec étamines libres et carpelles concrescents à cloisons persistantes et ovules anatropes, c'est tout près des Géraniacées, type de cette alliance, qu'elles doivent prendre place. Elles en diffèrent nettement par la conformation et la structure du corps végétatif, la présence et la forme du disque, l'unité de l'ovule et la nature du fruit. Le nombre des familles de l'alliance des Géraniales se trouve par là porté à trente-deux.

Pour terminer, on remarquera, non sans quelque intérêt au point de vue des essais de classement antérieurs de A.-P. de Candolle et de M. Engler, qu'ainsi rangées, les Agialidacées occupent dans l'alliance des Géraniales une place correspondante à celle des Zygophyllacées dans l'alliance des Oxalidales (2), qui de son côté correspond, dans l'ordre des Transpariétées bitegminées ou Primulinées, à l'alliance de Géraniales dans celui des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées (3).

(1) *Loc. cit.*, p. 460.
(2) *Loc. cit.*, p. 632.
(3) *Loc. cit.*, p. 624.

SUR LES HÉLIOTROPIACÉES

Par Ph. VAN TIEGHEM

Dès 1820, Schrader a séparé de la famille des Aspérifoliées de Haller et de Linné, qui sont les Boraginées de Bernard de Jussieu, le genre Héliotrope (*Heliotropium* Tournefort), pour en faire le type d'une famille distincte, sous le nom de *Héliotropicées* (1). Bien qu'acceptée par Ph. de Martius, en 1826 (2), cette famille n'a été admise depuis par aucun botaniste et les Héliotropes, avec les deux genres voisins Tournefortie (*Tournefortia* Linné) et Cochranée (*Cochranea* Miers), sont restés et demeurent encore aujourd'hui incorporés à la famille des Boragacées, où ils forment seulement une tribu distincte : les *Héliotropiées* (A.-P. de Candolle, 1845 ; Baillon, 1891), ou les *Héliotropioïdées* (Gürke, 1893).

Si les différences signalées par Schrader, notamment la position du style, qui est terminal et non gynobasique, la forme très particulière du stigmate, qu'il dit conique et dont il représente les divers aspects dans quatre espèces, enfin la nature drupacée du fruit, leur ont paru insuffisantes à justifier son entreprise, cela vient sans doute de ce que les botanistes descripteurs n'ont considéré que la première et la troisième, sans faire attention à la seconde, sur laquelle l'auteur lui-même n'a d'ailleurs pas insisté, bien qu'elle recèle, comme on va voir, un caractère très important.

N'admettant même que la première de ces différences, Baillon a pu écrire encore en 1890 : « Chacun reconnaît aujourd'hui

(1) Schrader, *De Asperifoliis Linnei commentatio* (Commentationes Societatis Scientiarum Göttingensis, IV, p. 188 et 192, fig. 2 à 5, 1820). — Les figures représentent la forme du style et du stigmate dans les *H. europæum*, *indicum*, *curassavicum* et *chenopodioides*.

(2) Ph. de Martius, *Nova genera et species plantarum*, II, p. 138, 1826.

que les Héliotropes ne diffèrent de nos Boraginées indigènes que par ce fait que le style de ces dernières est gynobasique (1). »

Qu'il en aille, en réalité, tout autrement, c'est ce que Rosanov avait parfaitement vu et compris, dès 1866, lorsqu'il a étudié, décrit et figuré la structure de ce style, dont la forme insolite avait déjà frappé Schrader, structure singulière, dont il n'y a pas jusqu'ici d'autre exemple dans le groupe immense des Stigmatées (2). Aussi, sans connaître, semble-t-il, le travail de Schrader qu'il ne cite pas, tire-t-il de ses propres recherches la même conclusion, à savoir que « l'on doit considérer les Héliotropiées comme un groupe autonome, équivalant aux Boraginées et aux autres familles (3) ».

Il est intéressant de remarquer que, dix ans plus tard, en 1875, Eichler, qui connaît le travail de Rosanov et le cite pour d'autres points, ne fait aucune mention de la structure si remarquable du style des Héliotropes. L'importance de ce fait lui a totalement échappé (4).

Sans citer le mémoire de Rosanov, M. Capus, en 1878 (5), et plus récemment, M. Guéguen, en 1902 (6), n'ont fait, l'un et l'autre, qu'en confirmer les résultats, mais sans en bien comprendre toute l'importance et sans en tirer aucune conclusion relativement à la place à donner aux Héliotropes dans la Classification, en faisant même tous les deux l'erreur d'attribuer aussi cette même structure du style aux Ehrétiées, tandis que les Cabrillets (*Ehretia* Linné) et les genres voisins ont, comme on sait, un style de forme et de structure normales.

(1) Baillon, *Reconstitution de la famille des Boraginacées* (Bull. de la Soc. linn. de Paris, p. 829, 1890).

(2) Rosanov, *Morphologisch-embryologische Studien* (Pringsheim's Jahrb. *für* wiss. Botanik, V, p. 72, pl. V et VI, 1866). — La structure du style est représentée dans l'*H. europæum* (pl. V, fig. 1 à 5) et dans l'*H.* (*Tiaridium*) *indicum* (pl. VI, fig. 17).

(3) *Loc. cit.*, p. 80.

(4) Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 198, 1875.

(5) Capus, *Anatomie du tissu conducteur* (Ann. des Sc. nat., 6e série, Bot. VII, p. 278, 1878). — La structure du style y est figurée dans l'*H. grandiflorum* (Pl. XXIV, fig. 6 à 11 et fig. 17) et dans le *Cochranea anchusifolia* (= *Tournefortia heliotropioides*) (fig. 16).

(6) Guéguen, *Anatomie comparée du tissu conducteur* (Journ. de Bot., XVI, p. 58, 1902). — La structure du style y est représentée, dans l'*H. peruvianum*, par les figures 1 à 6.

Tout ceci rappelé, il convient de résumer ici la forme et la structure du style des Héliotropes, Tourneforties et Cochranées, d'après mes propres observations, qui sont conformes, à quelques détails près, à celles des quatre auteurs précédents.

Considérons d'abord l'H. d'Europe (*H. europæum* Linné), qui est le *Tournesol* ou l'*Herbe aux verrues* de nos champs. Long de un millimètre et demi, le style filiforme s'y divise, au sommet, en deux pointes un peu inégales, terminant les deux carpelles antéro-postérieurs, légèrement inégaux aussi, qui composent le pistil. Au huitième de sa longueur, à partir de sa base, c'est-à-dire de son insertion au sommet de l'ovaire, il se renfle brusquement tout autour en une protubérance annulaire, concave vers le bas, en forme de cloche, progressivement atténuée en cône vers le haut, où elle est surmontée par la portion terminale effilée, longue de un millimètre. Le style se trouve ainsi partagé en quatre régions différentes.

Dans la région terminale effilée et bifurquée, et dans la région conique qui la sépare de l'anneau, l'épiderme est formé de cellules larges et plates, à membrane cutinisée, prolongées chacune, sous la cloison supérieure, en une papille conique recourbée vers le haut, mais ne sécrétant pas de liquide, de sorte qu'aucun grain de pollen ne peut y adhérer. Il en est de même dans l'étroite et courte région inférieure et sur la face inférieure concave de la protubérance, où l'épiderme est tout à fait glabre. Mais sur tout le bord de l'anneau, il en est autrement. Fortement différencié, l'épiderme y est formé de cellules très étroites et très allongées perpendiculairement à la surface, en un mot, palissadiques ; ces cellules, dont l'ensemble dépasse comme un bourrelet la surface générale, et qui dissocient leurs extrémités, sécrètent et épanchent entre elles et au dehors, un liquide mucilagineux, propre à retenir les grains de pollen. Après l'épanouissement de la fleur, on voit, en effet, ceux-ci adhérer en grand nombre tout le long de ce bourrelet, et seulement sur lui, et c'est là aussi qu'ils germent bientôt en insinuant leurs tubes entre les cellules prismatiques. Le bord de l'anneau, avec son bourrelet sécréteur, est donc, et

est seul ici, le *vrai stigmate* de la plante, comme Russov l'a dit et figuré dès 1866 (1).

Une série de coupes longitudinales et transversales montre la structure de ces quatre régions. Dans la portion filiforme terminale, l'écorce est homogène et sans méristèles, les deux méristèles médianes des carpelles n'y pénétrant pas. Dans la portion conique sous-jacente, l'écorce différencie au milieu de son épaisseur un cordon de tissu conducteur plein, qui, partant du bord de l'anneau inférieur, où il est en contact direct avec l'épiderme palissadique et gluant, s'élève d'abord obliquement vers l'axe, puis s'infléchit vers le bas, et descend, en s'unissant bientôt à son congénère du côté opposé, pour former, dans l'axe, un seul cordon conducteur, qui se prolonge dans toute la région mince basilaire et pénètre enfin dans l'ovaire. Dans cette région basilaire, la zone corticale qui entoure le cordon conducteur plein renferme les deux méristèles médianes des carpelles ; elles se prolongent un peu à travers l'anneau jusque dans le cône, mais s'y arrêtent brusquement l'une et l'autre au-dessous de la flexion du ruban conducteur du carpelle correspondant, sans s'infléchir en dehors comme lui, ni le traverser en se prolongeant dans la région supérieure.

A son point de départ, sous l'épiderme palissadique du bord de l'anneau, le tissu conducteur forme aussi un anneau complet. En s'élevant, cette nappe circulaire se divise d'abord en quatre cordons, deux pour chaque carpelle, et la coupe transversale à ce niveau offre cinq cordons, quatre périphériques et un axile. Puis les quatre cordons s'unissent deux à deux dans chaque carpelle et la coupe transversale n'offre plus autour du cordon axile, que deux rubans périphériques. Ce sont ces deux rubans qui s'infléchissent l'un vers l'autre, comme il a été dit plus haut, et qui redescendent face à face, d'abord séparés, bientôt confondus dans le cordon axile plein, qui se prolonge jusque dans l'ovaire.

Formés, comme il a été dit, par la germination des grains de pollen sur le bord gluant de l'anneau, les tubes polliniques, après avoir traversé l'épiderme pallissadique, pénètrent transversalement dans le tissu conducteur plein, s'y allongent en

(1) *Loc. cit.*, p. 74, pl. V, fig. 1.

s'en nourrissant et, tout en suivant la voie compliquée que l'on vient de tracer, et le long de laquelle il est facile d'en observer les progrès, pénètrent enfin dans l'ovaire et parviennent aux micropyles des ovules.

L'ovaire est ici, comme on sait, biloculaire par suite de la fermeture et de la concrescence des deux carpelles. En outre, chaque loge y est subdivisée en deux logettes, non seulement par le reploiement vers l'extérieur des extrêmes bords des carpelles et leur soudure avec la région médiane de chaque côté de la nervure, comme l'a dit Russov (1), et comme l'ont répété, d'après lui, d'abord Eichler (2) et plus tard M. Gürke (3), mais aussi, comme je m'en suis assuré, par la formation d'une fausse cloison mince qui, partant de la ligne médiane du carpelle, s'insinue entre ses deux bords et se soude avec eux pour former la région moyenne de l'épaisse cloison totale. Chaque logette renferme, attaché en haut, non pas sur l'extrême bord du carpelle, mais à quelque distance sur sa face dorsale, un ovule anatrope, dont le funicule contourne le bord en s'insinuant entre lui et la fausse cloison, pour pénétrer latéralement dans la logette, où il descend ensuite en tournant son raphé du côté de son congénère. Dans chaque carpelle, les deux ovules sont donc pendants, exonastes, avec plan de symétrie dirigé suivant la tangente. L'ovule est formé d'un mince nucelle transitoire et d'un épais tégument; en un mot, il est transpariété unitegminé.

Pendante et orientée tangentiellement dans chacun des quatre noyaux du fruit drupacé, la graine a un tégument très mince, réduit à une seule assise de très petites cellules. Autour d'un embryon droit à radicule supère, accombant au raphé latéral, dont le plan médian est par conséquent radial, ce qui peut, au premier abord, le faire croire incombant, elle possède un albumen, aleurique et oléagineux comme l'embryon, sans trace d'amidon.

La singulière conformation et la remarquable structure du style qu'on vient de décrire dans l'H. d'Europe, ainsi que le

(1) *Loc. cit.*, p. 73.
(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 198, 1875.
(3) Gürke, *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 3, p. 77, 1893.

lieu de germination des grains de pollen et la marche des tubes polliniques qui en résultent, se retrouvent essentiellement les mêmes dans les diverses espèces du genre Héliotrope, qui en compte plus de deux cent vingt, du genre Tournefortie, qui en renferme plus de cent vingt, et du genre Cochranée, qui n'en a qu'une dizaine. Ce qui varie, et beaucoup d'une espèce à l'autre dans le même genre, c'est la longueur de la région effilée terminale et de la région mince basilaire, c'est-à-dire des deux parties les moins importantes du style.

Dans l'H. ophioglosse (*H. ophioglossum* Stoks), par exemple, la portion filiforme terminale est beaucoup plus longue que dans l'H. d'Europe, mesurant quatre millimètres et plus, et les deux branches y sont plus longuement séparées, tandis que la portion basilaire est très courte, ce qui rend l'anneau stigmatique presque sessile. Dans l'H. du Pérou (*H. peruvianum* Linné), cultivé dans les jardins pour son parfum suave, dans l'H. de l'Inde (*H. indicum* Linné), dont Lehmann a fait un genre distinct sous le nom de Tiaride (*Tiaridium*), dans l'H. jaune (*H. luteum* Poiret), l'H. grandiflore (*H. grandiflorum* Aucher), l'H. de Ceylan (*l'H. zeylanicum* Lamarck) et surtout dans l'H. messerschmidioïde (H. *messerschmidioides* O. Kuntze), au contraire, c'est la portion grêle inférieure qui est très allongée, tandis que la portion supérieure est nulle ou presque nulle, ce qui réduit la région stérile à la partie supérieure conique du renflement, plus ou moins profondément bilobée. Il en est de même dans la Tournefortie élégante (*Tournefortia elegans* Chamisso). Dans l'H. inondé (*H. inundatum* Swartz), l'H. de Curaçao (*H. curassavicum* Linné), l'H. chénopodioïde (*H. chenopodioides* Wildenow), etc., les deux raccourcissements se produisent à la fois; la protubérance annulaire y est sessile sur l'ovaire et son prolongement conique n'a pas d'appendice filiforme. Il en est de même dans la Tournefortie argentée (*Tournefortia argentea* Linné fils) et dans la Cochranée à-feuilles-de-Buglosse (*Cochranea anchusifolia* Poiret), cultivée dans les jardins sous le nom de *Tournefortia heliotropioides* Hooker (1).

(1) Dans sa revision des Boragacées, M. Gürke a figuré, en 1893, la forme extérieure du style dans les *Heliotropium messerschmidioides*, *zeylanicum*, *luteum*, *ophioglossum*, *supinum*, *europæum*, *inundatum* et *curassavicum*, ainsi que dans

Outre ces trois genres, Baillon a classé, en 1891, avec doute il est vrai, dans sa série des Héliotropiées le genre monotype Wellstédie (*Wellstedia*), créé par M. Balfour en 1884 pour une plante de Socotra (1). Ici, le style qui surmonte l'ovaire est cylindrique et grêle tout du long et se divise, au sommet, en deux branches stigmatifères; en un mot, il offre la conformation et la structure normales. Bien qu'elle ait, comme dit l'auteur, « *quite the look of one of the desert species of Heliotropium* », cette plante anomale, dont la place dans la Classification n'a pas encore pu être fixée, n'est donc certainement pas une Héliotropiée. Il faudra chercher ailleurs.

Partagée ainsi, dans ses traits essentiels, par toutes les espèces des trois genres Héliotrope, Tournefortie et Crochranée, et exclusivement localisée chez elles, cette singulière structure du style peut être interprétée de deux manières différentes.

Si l'on considère les deux pointes de la région terminale comme les extrémités des deux carpelles qui composent le pistil, l'anneau stigmatique est une protubérance, un appendice, de la face dorsale des carpelles, située suivant les espèces plus ou moins loin du sommet. En un mot, au lieu d'être terminal, comme chez toutes les autres Stigmatées, le stigmate est ici latéral, et les tubes polliniques, au lieu de pénétrer dans le pistil par le sommet et d'y descendre tout du long, comme partout ailleurs, y entrent par le dos et par le flanc et y cheminent d'abord transversalement avant de se diriger vers le bas.

L'appendice annulaire stigmatique est alors comparable morphologiquement à la cupule qui, chez les Goodéniacées et chez les Brunoniacées, entoure, comme on sait, l'extrémité bifurquée du style. La différence, toute physiologique, est que, là, cette cupule, quoique munie de poils sur son bord, ne sécrète

les *Tournefortia argentea*, *sibirica* et *elegans* (*loc. cit.*, fig. 37, 38 et 39). L'anneau stigmatique est désigné par lui sous le nom de *Haarring*. — Baillon, en 1891, a représenté aussi la forme extérieure du style dans l'*H. peruvianum* et dans le *Cochranea anchusifolia*, en disant que « le style y a son extrémité stigmatifère fortement renflée en une sorte de cône épais ». C'était entièrement méconnaître le vrai stigmate de cette plante (*Histoire des plantes*, X, p. 353, fig. 270 à 272, et fig. 277).

(1) B. Balfour, *Proceedings of the roy. Soc. of Edinburgh*, XII, p. 407, 1884, et *Transact. of the roy. Soc. of Edinburgh*, XXXI, p. 247, pl. LXXXII, A, fig. 3 et 6, 1888. — Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 391, 1891.

pas de liquide qui puisse retenir et faire germer les grains de pollen, qu'elle se borne à recueillir et à amasser dans sa concavité ; elle n'est pas stigmatique. Les grains de pollen se fixent et germent exclusivement sur les extrémités gluantes des deux branches du style, qui sont donc ici, comme d'ordinaire, les vrais stigmates. Ainsi compris, l'anneau stigmatique peut encore être comparé morphologiquement au bourrelet cupuliforme qui entoure la base du style chez un grand nombre de plantes à ovaire infère et dont la fonction est d'accumuler une réserve sucrée et de sécréter du nectar.

Mais on peut aussi considérer la protubérance annulaire comme résultant de la concrescence des deux extrémités mêmes des carpelles, réfléchies au dehors et recourbées vers le bas. Le stigmate est donc terminal, comme d'ordinaire, et les tubes polliniques, introduits dans les carpelles par le sommet, y cheminent tout du long en en suivant le cours flexueux, y remontant d'abord pour y redescendre ensuite. L'anomalie consisterait alors en ce que, en s'infléchissant horizontalement, les deux extrémités divergentes des carpelles produisent très près du sommet, sur leur face ventrale, une double protubérance dressée, large à la base, amincie progressivement en cône et se prolongeant parfois en une partie filiforme, toujours fendue plus ou moins profondément au sommet, à cause de sa double origine. Cette protubérance conique sus-stigmatique, qui paraît être la continuation du style, dont le rôle est difficile à préciser, et qui est sans autre exemple connu, correspondrait morphologiquement, en dedans, à ce qu'est, en dehors, la protubérance cupuliforme sous-stigmatique des Goodéniacées et des Brunoniacées, l'une comme l'autre étant une dépendance, un appendice, des carpelles dans la région stylaire, mais là dorsale, ici ventrale.

Entre ces deux manières de voir, il est difficile de se décider. Les deux méristèles médianes des carpelles, dont la marche pourrait nous éclairer, s'arrêtent brusquement, comme on l'a vu plus haut, au-dessous de la flexion en dehors des rubans conducteurs correspondants. Si elles s'infléchissaient comme eux en parcourant au-dessous d'eux la région inférieure de l'anneau stigmatique, ce serait un argument décisif en faveur

de la seconde interprétation. Mais de ce qu'elles ne se prolongent pas vers le haut, dans la partie conique et dans la portion filiforme terminale, ce n'est pas un argument à invoquer contre la première, puisque ce prolongement leur est interdit par la flexion même du ruban conducteur.

Que l'on adopte l'une ou l'autre manière de voir, il n'en reste pas moins que la conformation et la structure du style offre, dans ces trois genres, un caractère singulier, que l'on ne retrouve nulle part ailleurs dans l'immense groupe des Stigmatées. Par là, tout aussi bien que les Goodéniacées et les Brunoniacées par la cupule sous-stigmatique dont on vient de rappeler l'existence, ils prennent une place à part dans la Classification et se montrent les représentants, tout au moins d'une famille bien distincte que, suivant la règle, on nommera les *Héliotropiacées*.

A ce caractère remarquable et qui suffirait, à lui seul, s'en ajoutent, comme on sait, plusieurs autres, pour définir cette famille par rapport à celle des Boragacées, dont elle se rapproche notamment par l'inflorescence et par les carpelles à deux ovules exonastes séparés par une fausse cloison. C'est la position terminale et non gynobasique du style, signalée déjà comme une différence essentielle par Schrader, en 1820, et regardée même par Baillon, en 1891, comme étant la seule différence, alors qu'en réalité c'est de toutes la moins importante. C'est l'ovule, qui est anatrope et descendant au lieu d'être presque orthotrope et ascendant. C'est aussi, comme l'a montré Russov, en 1866, un tout autre mode de développement de l'œuf en embryon. C'est encore le fruit, qui est une drupe à quatre noyaux et non un tétrachaine. C'est enfin la graine, qui possède un albumen, au lieu d'en être dépourvue (1).

(1) Dans les Boragacées aussi, comme j'ai pu m'en assurer, l'ovule, ici basilaire, est inséré sur la face dorsale du carpelle à quelque distance du bord, que son funicule doit contourner pour pénétrer latéralement dans la logette correspondante, où il se dresse ensuite en tournant latéralement son raphé, ici plus ou moins long. En un mot, ici plus ou moins faiblement anatrope, l'ovule est aussi exonaste, avec plan de symétrie tangentiel. De même encore, la graine, avec son plan de symétrie tangentiel, a un embryon accombant au raphé, dont le plan médian est donc radial, ce qui peut faire croire qu'il est incombant.

Sous ces deux rapports, il y a une différence profonde et non signalée jus-

Toutes ces différences, dont la principale, négligée jusqu'à présent par les botanistes descripteurs, a fait l'objet du présent travail, non seulement autorisent, mais exigent impérieusement l'établissement, dans l'ordre des Transpariétées unitegminées et dans l'alliance des Solanales, d'une famille autonome, proposée déjà à deux reprises, la première fois en 1820 par Schrader, la seconde en 1866 par Russov, mais toujours méconnue depuis, les Héliotropiacées.

Cette première séparation doit nécessairement en entraîner deux autres. Si l'on veut, en effet, rendre au groupe des Boragacées, très hétérogène tel qu'il est admis aujourd'hui, le degré d'homogénéité inhérent à toute famille naturelle digne de ce nom, après en avoir libéré les Héliotropiacées, comme il vient d'être fait, il faut encore en retrancher d'abord les Cabrillets (*Ehretia* Linné) et les genres voisins, pour en faire la famille des *Ehrétiacées*, puis les Sébestiers (*Cordia* Linné) et les genres voisins, pour en composer la famille des *Cordiacées*. Déjà distinguée comme telle par Ph. de Martius, en 1826, et admise par Lindley, en 1835, la première a été de nouveau incorporée aux Boragacées et progressivement réduite, d'abord à l'état de sous-famille, par Endlicher en 1840 et par Decaisne en 1868, puis de simple tribu, par A.-P. de Candolle en 1845, Bentham et Hooker en 1873, Baillon en 1891 et M. Gürke en 1893. La seconde, établie par R. Brown dès 1810, acceptée par la plupart des botanistes qui ont suivi et encore par Decaisne en 1868, a été réincorporée aux Boragacées comme simple tribu, d'abord par A.-P. de Candolle, en 1845, et plus tard par les auteurs les

qu'ici entre ces plantes et les Labiées. Dans cette famille, en effet, l'insertion de l'ovule, basilaire aussi et s'opérant à quelque distance du bord, a lieu directement sur la face ventrale du carpelle, de manière qu'il se trouve placé dès l'origine dans la logette correspondante, où il se dresse, ici complètement anatrope, en tournant son raphé en dedans; en un mot, il est épinaste, avec plan de symétrie radial. De plus, la graine, avec son plan de symétrie radial, a un embryon incombant au raphé, bien qu'ayant, comme chez les Boragacées, son plan médian radial. Insertion dorsale de l'ovule, orientation latérale, c'est-à-dire exonastie, de l'ovule, accombance de l'embryon dans la graine : ce sont là trois différences nouvelles, qu'il faut ajouter à celles déjà connues, pour séparer, plus profondément encore qu'il n'a été fait jusqu'ici, la famille des Boragacées de celle des Labiées. Sur l'ensemble de ces caractères différentiels et sur les conséquences qui en découlent pour les affinités de ces deux grandes familles, on reviendra d'ailleurs prochainement dans un travail spécial.

plus récents, notamment Bentham et Hooker en 1873, Baillon en 1891 et M. Gürke en 1893. A l'une, comme à l'autre, il suffira donc de restituer désormais son ancienne autonomie.

En conséquence, le groupe hétérogène actuel des Boragacées se trouvera scindé en quatre familles, ainsi définies sommairement, d'après le style et le stigmate :

Style	gynobasique			*Boragacées.*
	terminal. Stigmate	terminal,	simple	*Ehrétiacées.*
			bifurqué	*Cordiacées.*
		latéral		*Héliotropiacées.*

Et de ces quatre familles, que l'on pourra laisser côte à côte dans l'alliance des Solanales, la plus remarquable, celle aussi qui, au point de vue de la Science générale, offre le plus d'intérêt, c'est, sans contredit, les Héliotropiacées.

Pour terminer, emarquons que, d'après la position terminale ou latérale du stigmate sur le carpelle et d'après la direction longitudinale ou transversale qui en résulte pour la pénétration des tubes polliniques dans le pistil, on peut diviser l'ensemble des Stigmatées en deux groupes très inégaux, les *Acrostigmatées* et les *Pleurostigmatées*, le premier renfermant presque toutes ces plantes, le second ne comprenant pour le moment que les seules Héliotropiacées. Cette division n'est pas sans rappeler, *mutatis mutandis*, bien entendu, celle que les recherches de M. Treub et de M. Navachine ont permis d'établir, d'après le mode d'introduction ultérieure du tube pollinique dans le nucelle de l'ovule, suivant qu'elle a lieu par le sommet, par la base ou par le flanc, suivant qu'il y a, comme on l'a dit, *porodie*, *chalazodie* ou *pleurodie* (1). Ici aussi, les groupes sont très inégaux, la porodie, qui correspond à l'acrostigmatie, étant très répandue, tandis que la chalazodie et la pleurodie sont très rares, comme la pleurostigmatie.

(1) Pour ces dénominations, voy. mes *Eléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 373, 376, 380 et 386, 1906. — Les noms de *Porogames* et de *Chalazogames*, donnés à ces deux groupes par M. Treub, paraissent impropres, l'union de l'anthérozoïde et de l'oosphère ayant lieu dans tous les cas au sommet du prothalle femelle, sous le micropyle. Le but, la *gamie*, est toujours le même, c'est seulement le chemin, l'*odie*, qui est différent.

AILANTE ET PONGÈLE

Par Ph. VAN TIEGHEM

C'est avec raison, semble-t-il, que Pierre, l'auteur si regretté de la *Flore forestière de la Cochinchine*, a restitué, en 1893, au genre Ailante (*Ailantus*), établi par Desfontaines en 1786, le nom de Pongèle (*Pongelion*), que lui a donné Van Rheede un siècle auparavant, en 1686 (1), et qui a été accepté par Adanson en 1763 et par Scopoli en 1777 (2). Aussi a-t-on quelque peine à s'expliquer comment M. Engler, tout en en reconnaissant l'incontestable priorité, a refusé, en 1896, d'adopter ce nom. C'est, dit-il, parce que, méconnu depuis plus d'un siècle, il le considère comme suranné : « da dieser Gattungsname über 100 Jahre nicht mehr beachtet wurde, so sehe ich ihn als verjährt an » (3). Il est pourtant difficile d'admettre une pareille limitation arbitraire des droits de priorité.

Des dix espèces de Pongèle actuellement connues, quatre habitent l'Inde, deux la Cochinchine, deux la Chine, une l'Australie et une les Moluques. Un seul de ces arbres, originaire de la Chine, est cultivé partout en Europe depuis que le P. d'Incarville l'a rapporté en France en 1751. Longtemps confondu avec le Sumac succédané (*Rhus succedanea* Linné), qui donne le *vernis du Japon*, il en a été distingué en 1786 par Desfontaines, qui l'a nommé Ailante glanduleux (*Ailantus glandulosa*) (4). D'après Pierre, ce serait donc maintenant le

(1) H. van Rheede, *Hortus malabaricus*, VI, p. 27, pl. XV, 1686.
(2) Pierre, *loc. cit.*, fascicule XIX, pl. CCXCIV, 1893.
(3) Engler, *Nat. Pflanzenfamilien*, III, 4, p. 224, 1896.
(4) Desfontaines, *Mémoire sur l'Ailante glanduleux* (Histoire et Mémoires de l'Académie des sciences, 1786 ; Mémoires, p. 265). — De *Ailanto*, nom donné par les indigènes d'Amboine à un arbre du même genre, qui est l'*Arbor cœli*, le *Lugt-boom* de Rumpf (*Herbarium Amboinense*, III, p. 205, pl. CXXXII, 1750)

Pongèle glanduleux (*Pongelion glandulosum* [Desfontaines] Pierre).

Les sept espèces connues de lui ont été groupées par Pierre en deux sections, d'après le nombre des carpelles libres qui entrent dans la composition du pistil, savoir : *Eupongelion*, avec un à trois carpelles, et *Ailantus* avec cinq carpelles. M. Engler les a groupées aussi en deux sections, mais d'après l'indépendance ou la soudure des styles, savoir : *Eupongelion*, avec styles libres, et *Euailantus*, avec styles soudés. A vrai dire, dans la première section de M. Engler, ce sont seulement les stigmates qui sont libres et ils sont libres aussi dans la seconde ; la différence réelle est que, dans la première ils sont sessiles, tandis que dans la seconde ils sont portés par tout autant de courts styles rapprochés au contact. Ces deux modes de groupement diffèrent d'ailleurs, celui de Pierre donnant quatre espèce à la première section et trois à la seconde, tandis que celui de M. Engler attribue six espèces à la première et une seulement à la seconde.

L'objet de la présente Note est de proposer un autre groupement des dix espèces connues, fondé sur un caractère tiré du corps végétatif, qui me paraît plus important que le nombre assez variable des carpelles dans le pistil et que l'existence ou l'absence d'un court style entre l'ovaire et le stigmate.

On sait que, dans le P. glanduleux (*P. glandulosum* [Desfontaines] Pierre), les folioles, dont le bord est entier dans presque toute la longueur, offrent à la base quelques petites dents obtuses, dont chacune porte, à la face inférieure et près du sommet, une protubérance glanduleuse, d'après laquelle Desfontaines a donné à cet arbre, en 1786, son nom spécifique. Chose singulière, il a fallu plus d'un siècle pour que ces remarquables protubérances attirassent l'attention des anatomistes. En 1896, en effet, M. Engler ne les signale pas encore.

devenu plus tard l'Ailante des Moluques (*Ailantus moluccana*) de A.-P. de Candolle (*Prodromus*, II, p. 89, 1825). Desfontaines a écrit Ailanthe (*Ailanthus*), graphie incorrecte, admise ensuite et propagée par beaucoup d'auteurs, notamment Lamarck, Ad. de Jussieu, Endlicher, Meisner, Wight, Bentham et Hooker, Pierre, M. Engler, etc. En ajoutant un *h*, ils ont cru, sans doute, corriger une faute qui n'existait pas. Pourtant, d'autres botanistes ont écrit ce nom correctement, notamment A.-P. de Candolle, Naudin, Decaisne, Baillon, etc.

C'est M. Solereder, qui les a étudiées le premier en 1899 (1), et néanmoins, dans sa monographie anatomique des Simarubacées, publiée en 1901, M. Jadin n'en fait même pas mention (2).

Le nombre des dents basilaires de chaque foliole est souvent de trois de chaque côté, mais il peut s'élever à quatre, rarement à cinq, et il se réduit fréquemment à deux ou à une seule ; il peut aussi y en avoir quatre ou trois d'un côté et deux ou une de l'autre, ou deux d'un côté et une de l'autre, ou même, une seule d'un seul côté. Dans tous les cas, chaque dent offre, sur sa face inférieure, près de son extrémité, une protubérance hémisphérique, bombée et imperforée dans le jeune âge, plus tard déprimée, ombiliquée au sommet et percée d'un petit orifice au centre de la dépression. Par cet orifice s'est écoulée une gouttelette de liquide incolore et très réfringent, qui, en se desséchant, a déposé dans la dépression une petite plaque ronde d'un vernis brillant. Cette perforation ultérieure, avec exsudation du liquide sécrété dans la protubérance, n'a pas été aperçue par M. Solereder, sans doute parce qu'il s'est borné à l'étude des folioles jeunes.

La série des coupes longitudinales, transversales et tangentielles de la dent ainsi modifiée, montre que la protubérance est une excroissance de l'écorce de la foliole, située au-dessous de la nervure, non loin de son extrémité, et revêtue par l'épiderme ; en un mot, c'est une émergence. Elle consiste en un amas sphérique et plein, à contour nettement limité, formé de cellules différenciées à la fois dans leur forme, qui est allongée radialement, de manière qu'elles convergent toutes vers le centre de la face externe du mamelon, et dans leur contenu, qui est incolore, excepté vers la périphérie où les cellules moins allongées radialement contiennent des chloroleucites, et qui sécrète une substance très réfringente ; en un mot, c'est un nodule sécréteur. Bien qu'il appartienne à la face inférieure de la foliole, où les stomates sont ici, comme on sait, localisés, l'épiderme qui recouvre le nodule en est complètement dépour-

(1) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 209, 1899.

(2) Jadin, *Contribution à l'étude des Simarubacées* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., XIII, p. 275, 1901).

vu. Ses cellules sont, comme celles de la sphère sous-jacente, allongées radialement autour du centre du mamelon. C'est en ce point, vers lequel convergent toutes ses cellules constitutives, que s'opère plus tard, par destruction des cellules centrales, qui brunissent en s'altérant, la perforation signalée plus haut, et que s'épanche au dehors le liquide sécrété dans le nodule.

Tout autour du nodule ainsi constitué, les cellules de l'écorce produisent en grand nombre des mâcles sphériques d'oxalate de calcium, ce qui en accuse encore mieux le contour. Au-dessus de lui, la méristèle de la dent passe simplement pour se terminer plus loin, au bord même, tournant en bas, c'est-à-dire vers lui, le liber, en haut, c'est-à-dire du côté qui lui est opposé, le bois de son faisceau libéroligneux. Elle ne se ramifie donc pas comme telle au-dessus du nodule, pour lui envoyer vers le bas des ramuscules, ainsi que l'a cru M. Solereder (*loc. cit.*, p. 209). C'est seulement l'écorce qui différencie, sur les flancs du nodule et tout autour, de petits fascicules de cellules vasculaires spiralées, rejoignant en haut le bois du faisceau libéroligneux de la méristèle et constituant au nodule un appareil d'irrigation.

Au-dessus de la méristèle, enfin, passe l'unique assise palissadique du limbe, interrompue çà et là par une lacune, au-dessus de laquelle l'épiderme supérieur offre un petit stomate superficiel. Dépourvu de stomates partout ailleurs, l'épiderme supérieur en possède donc au-dessus du nodule sécréteur, tandis que, par contre, l'épiderme inférieur, pourvu de stomates partout ailleurs, n'en possède pas à cet endroit. Ce singulier déplacement des stomates d'une face à l'autre sur le nodule sécréteur n'a pas été remarqué par M. Solereder.

Les mêmes dents glanduleuses, en petit nombre et basilaires, avec la même conformation des nodules sécréteurs, se retrouvent sur les folioles d'un arbre voisin, qui diffère du P. glanduleux notamment parce que, sur l'arbre âgé, les rameaux et les pétioles s'y couvrent de petites émergences épineuses. Récolté d'abord au Turkestan en 1881, par M. Capus, qui l'a identifié avec le P. glanduleux, puis découvert en Chine, au Se-Tchuen, par le P. Farges, et introduit en culture par M. de Vilmorin,

qui en a fait une variété *spinosa* du P. glanduleux, cet arbre a été considéré récemment, en 1904, par M. Dode, comme une espèce distincte, qu'il a nommée *Ailantus Vilmoriniana* (1). Ce sera donc, pour l'instant, le P. de Vilmorin (*P. Vilmorinianum* [Dode] v. T).

D'après la description et la belle figure qu'en a données Roxburgh, en 1795, le Pongèle élevé (*P. excelsum* [Roxburgh] Pierre), qui est un arbre immense de l'Inde, a des folioles presque sessiles, mesurant 65 millimètres de long sur 25 millimètres de large, entières à la base, qui est atténuée, mais pourvues tout du long, de chaque côté, de très petites dents obtuses, pareilles à celles du P. glanduleux (2). Il est très probable, bien que la description ne les mentionne pas et que la figure ne les représente pas, que ces petites dents possèdent, sur leur face inférieure, tout autant de nodules sécréteurs, semblables à ceux des deux espèces précédentes. Faute d'un exemplaire authentique de cet arbre, je n'ai pas encore pu cependant m'en assurer.

Il faut bien se garder de croire, en effet, que les échantillons désignés dans les Herbiers sous le nom de *Ailantus excelsa* Roxburgh appartiennent réellement à cette espèce. Sur ce point, il règne dans la science, depuis 1840, une erreur qu'il est grand temps de corriger.

L'Herbier du Muséum, par exemple, renferme sous ce nom six groupes d'échantillons récoltés successivement dans l'Inde : par Wight (n° 545), qui en a publié en 1840 une belle planche coloriée (3); par Jacquemont (n° 246), en 1830, dont Cambessèdes a donné, en 1844, une planche noire due au crayon de Riocreux (4) ; par Stocks au Concan (sans n°), distribués par Hooker et Thomson ; par Wallich au Jardin botanique de Calcutta (n° 535), rapportés par Gaudichaud en 1837; par Perrottet (n° 113), en 1840, et (sans n°) en 1855.

Tous ces échantillons appartiennent bien à la même espèce. et c'est bien à eux que s'appliquent les diverses descriptions récentes de l'*A. excelsa*, notamment celle qui a été donnée

(1) Dode, *Revue horticole*, 1904, p. 283 et p. 444.
(2) Roxburgh, *Plants of the coast of Coromandel*, I, p. 24, pl. XXIII, 1795.
(3) Wight, *Illustrations of Indian Botany*, I, p. 170, pl. LXVII, 1840.
(4) Cambessèdes, *Voyage de Jacquemont dans l'Inde*, IV, *Botanique*, p. 162 et pl. 162, 1844.

par M. Bennett en 1875 (1) et celle que Pierre a tracée avec figures à l'appui en 1893 (2). Mais cette espèce n'est certainement pas l'*A. excelsa* de Roxburgh, avec laquelle elle n'a de commun que d'avoir les folioles dentées tout du long de chaque côté et les samares tordues à la base et au sommet. D'abord, les folioles y sont trois fois plus distantes, l'intervalle mesurant 6 centimètres au lieu de 2, très longuement pétiolées, le pétiole dépassant 4 centimètres, beaucoup plus grandes, mesurant 10 centimètres de long sur 8 centimètres de large à la base, et découpées de chaque côté en quatre à cinq dents profondes et larges, triangulaires, mesurant chacune 10 à 15 millimètres, qui sont presque des lobes. En outre, les filets staminaux y sont courts et les styles longs, tandis que dans la plante de Roxburgh les filets sont longs et les styles courts. Il s'agit donc bien d'une espèce différente, et même très différente, à tort confondue jusqu'ici avec la précédente et qu'il faut désormais en séparer fortement. Puisque c'est Wight qui l'a récoltée et figurée le premier, je la nommerai pour le moment P. de Wight (*P. Wighti* v. T.).

Sur chacune de leurs grandes dents triangulaires, même sur la terminale, les folioles de cette espèce portent, à la face inférieure, mais très près de l'extrémité, une glande disposée et conformée comme dans le P. glanduleux. C'est donc à tort que, dans sa courte description des échantillons de Jacquemont, Cambessèdes a écrit : « *dentibus subtus eglandulosis* ». Seulement, le nodule sécréteur est ici plus petit et peu saillant. En passant au-dessus de lui, l'épiderme inférieur, privé aussi de stomates à cet endroit, rétrécit ses cellules et les allonge perpendiculairement à la surface, en un mot, devient palissadique; en même temps, il lignifie ses membranes et la lignification peut s'étendre plus tard aux cellules rayonnantes du nodule sous-jacent. Je n'y ai pas vu de perforation, ni d'écoulement au dehors du liquide sécrété. Le nodule n'est pas non plus bordé de cellules à mâcles cristallines, comme dans les deux espèces précédentes.

Si l'on considère maintenant les six autres espèces de

(1) Dans Hooker, *Flora of brit. India*, I, p. 518, 1875.
(2) Pierre, *Loc. cit.*, pl. 295 A, 1893.

Pongèle actuellement connues, tant de l'Inde : P. de Malabar (*P. malabaricum* [A.-P. de Candolle] Pierre) et P. grand (*P. grande* [Prain] v. T.), que de Cochinchine : P. calycin (*P. calycinum* Pierre) et P. de Fauvel (*P. Fauvelianum* Pierre), d'Amboine : P. des Moluques (*P. moluccanum* [A. P. de Candolle] Pierre) et d'Australie : P. imberbiflore (*P. imberbiflorum* [Müller] Pierre), on voit que toutes ont leurs folioles entières tout du long et sans trace de nodules sécréteurs.

On est donc conduit à distinguer, dans le genre Pongèle, composé comme il a été dit d'abord, deux groupes d'espèces et à attribuer à chacun de ces deux groupes une valeur générique. A l'un, où les folioles sont entières et sans nodules sécréteurs, et qui renferme la plante type de Van Rheede, on appliquera le nom de Pongèle (*Pongelion* Van Rheede), qui a la priorité. A l'autre, où les folioles sont dentées avec au-dessous de chaque dent un nodule sécréteur, et qui comprend la plante type de Desfontaines, on laissera le nom d'Ailante (*Ailantus* Desfontaines), que ce botaniste lui a donné.

Au double caractère qui sert à définir ces deux genres s'en ajoutent plusieurs autres, tirés notamment de la structure du limbe des folioles, qui viennent en corroborer la séparation. Dans les Pongèles, en effet, l'épiderme des folioles est papilleux sur la face inférieure et gélifié çà et là sur la face supérieure ; l'écorce y offre, sur la face supérieure, deux assises palissadiques et renferme beaucoup de grandes cellules hyalines et sécrétrices. Dans les Ailantes, l'épiderme des folioles n'est ni papilleux en bas, ni gélifié en haut ; l'écorce n'y offre, sur la face supérieure, qu'une seule assise palissadique et se montre dépourvue de grandes cellules sécrétrices hyalines. En outre, les Ailantes ont leurs samares tordues, au moins au sommet (A. glanduleux) et parfois aussi à la base (A. élevé, A. de Wight), tandis que, chez les Pongèles, elles demeurent planes tout du long.

Sans y attacher l'importance qu'elles méritent au point de vue de la Classification, Pierre en 1893 (1) et M. Jadin en 1901 ont signalé déjà plusieurs de ces différences spécifiques, notamment la gélification de l'épiderme supérieur dans le P. calycin,

(1) Pierre, *loc. cit.*, pl. 294, 1893.

que M. Jadin a prise à tort, ici comme dans tous les cas semblables, pour un cloisonnement tangentiel conduisant à la formation de ce qu'il appelle un « hypoderme » (1).

Répandu dans l'Inde, la Cochinchine, les Moluques et l'Australie, le genre Pongèle ainsi limité se compose pour le moment de six espèces, savoir : P. de Malabar (*P. malabarium* [A.-P. de Candolle] Pierre), P. grand (*P. grande* [Prain] v. T.), P. calycin (*P. calycinum* Pierre), P. de Fauvel (*P. Fauvelianum* Pierre), P. des Moluques (*P. moluccanum* [A.-P. de Candolle] Pierre) et P. imberbiflore (*P. imberbiflorum* [Müller] Pierre).

D'après le nombre des carpelles libres qui entrent dans la constitution du pistil, ces six espèces peuvent être groupées en deux sections, savoir : Eupongèle (*Eupongelion*), avec un à trois carpelles, comprenant le P. de Malabar, le P. de Fauvel, le P. des Moluques, le P. imberbiflore et sans doute aussi le P. grand; et Pongèline (*Pongelina*), avec cinq carpelles, ne comprenant que le P. calycin. C'est le mode de sectionnement appliqué par Pierre à l'ensemble des espèces, comme il a été dit plus haut (p. 273).

Croissant dans l'Inde, le Turkestan et la Chine, le genre Ailante ainsi compris se compose pour le moment de quatre espèces, savoir : A. glanduleux (*A. glandulosa* Desfontaines), A. de Vilmorin (*A. Vilmoriniana* Dode), A. élevé (*A. excelsa* Roxburgh) et A. de Wight (*A. Wighti* v. T).

D'après la conformation des styles, toujours ici au nombre de cinq, suivant qu'ils sont libres tout du long ou qu'ils sont rapprochés au contact en ne laissant libres que leurs extrémités stigmatiques, ces quatre espèces peuvent être aussi groupées en deux sections, savoir : Euailante (*Euailantus*), avec styles unis à la base, renfermant l'A. glanduleux et l'A. de Vilmorin; et Ailantine (*Ailantina*), avec styles libres tout du long, renfermant l'A. élevé et l'A. de Wight. C'est le mode de sectionnement appliqué par M. Engler à l'ensemble des espèces, comme on l'a vu plus haut (p. 273). La première section tord ses samares seulement au sommet; la seconde les tord à la fois au sommet et à la base.

(1) Jadin, *loc. cit.*, p. 277, fig. 37, 1901.

Définis et constitués de la sorte, ces deux genres voisins ont en commun la conformation très remarquable du fruit. Il se compose, comme on sait, d'autant de samares libres que le pistil de la fleur avait de carpelles et, dans chaque samare, ce qui n'a pas été suffisamment remarqué, l'insertion du style en dehors et de la graine en dedans est latérale, située au fond d'une échancrure du bord interne, vers le milieu de sa longueur. Ainsi attachée, la graine a un albumen oléagineux et aleurique, avec un embryon droit, à radicule supère et cotyles planes, accombant et de la même nature que l'albumen.

Ensemble, les Pongèles et les Ailantes forment donc, dans la famille des Simarubacées, un petit groupe à part, les *Ailantées*.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LA

CLASSIFICATION DES FOUGÈRES DE FRANCE

Par Fernand PELOURDE

INTRODUCTION

La classification des Fougères est basée principalement sur les divers modes d'organisation de l'appareil sporifère. Mais, les sporanges des Fougères sont plutôt des organes de dissémination que des organes reproducteurs proprement dits. De plus, ils sont situés, dans la très grande majorité des cas, sur des parties non différenciées du limbe, organe très sensible aux variations de milieu, et, par conséquent, à structure très variable. Les sporanges ne présentent donc pas la même fixité que la fleur qui, en raison de son existence éphémère, est soustraite aux variations de milieu.

Les caractères tirés de l'organisation des sores, en vue de la classification, n'ont donc pas une importance aussi grande que les caractères tirés de la fleur chez les Phanérogames. D'ailleurs, ces caractères ont été interprétés et coordonnés de manières très diverses, suivant les auteurs qui les ont étudiés, ainsi qu'en témoignent les divergences parfois considérables qui existent entre les diverses classifications établies d'après les sores.

Je me suis demandé si les caractères anatomiques ne pourraient pas compléter utilement les caractères tirés des sores et permettre d'établir la classification des Fougères sur des bases plus certaines. La racine, que personne n'avait songé à utiliser jusqu'ici, bien que des observations isolées eussent montré l'im-

portance anatomique de cet organe, le pétiole, plus rarement la tige, ont fourni les éléments de ce travail.

Dans cette étude, il fallait se borner. La monographie d'un genre, séduisante dès l'abord, ne pouvait être entreprise, car, suivant les auteurs, les limites des genres sont extrêmement variables. J'ai pensé que l'étude anatomique des espèces d'une région déterminée pourrait fournir, pour un premier travail, des documents assez intéressants, et j'ai choisi la région française.

Ce travail est donc une étude anatomique et morphologique des *Eufilicinées* qui croissent naturellement en France. A cette étude, j'ai joint quelques observations sur certaines espèces exotiques, toutes les fois qu'une comparaison m'a paru nécessaire.

Les espèces que j'ai étudiées ont été récoltées, les unes dans la nature, les autres dans les serres du Muséum et dans celles de l'École supérieure de pharmacie de Paris ; pour quelques-unes, enfin, j'ai dû me contenter d'échantillons d'herbiers. Dans tous les cas, j'ai contrôlé les déterminations avec le plus grand soin.

J'ai effectué mes recherches au laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'histoire naturelle de Paris, sous la direction de M. le professeur Mangin, à qui je dédie ce mémoire. Je tiens, avant de terminer, à remercier profondément mon maître, qui n'a cessé de me prodiguer ses conseils avec la plus extrême obligeance.

Je dois enfin remercier également un certain nombre de personnes, pour les renseignements ou documents divers qu'elles ont bien voulu me fournir, avec la plus grande complaisance ; en particulier MM. le Dr F. Camus, botaniste ; Chauveaud, chef de travaux à la Sorbonne ; Demilly, chef des cultures à l'École supérieure de pharmacie de Paris ; Hariot, préparateur au Muséum ; Jeanpert, botaniste ; Poisson, assistant au Muséum ; Souché, président de la Société botanique des Deux-Sèvres ; etc.

HISTORIQUE

La classification des Fougères, dont les principes fondamentaux ont été posés par Linné et Adanson, présente de nombreuses variations, suivant les auteurs. Sans remonter aux travaux anciens, qui ne nous seraient d'aucune utilité dans la circonstance, nous signalerons les classifications récentes de Milde, Luerssen, Hooker et Baker, et Diels, auxquelles nous aurons occasion de nous reporter, et dont nous discuterons plus tard la valeur systématique, au point de vue de la caractéristique de certains genres.

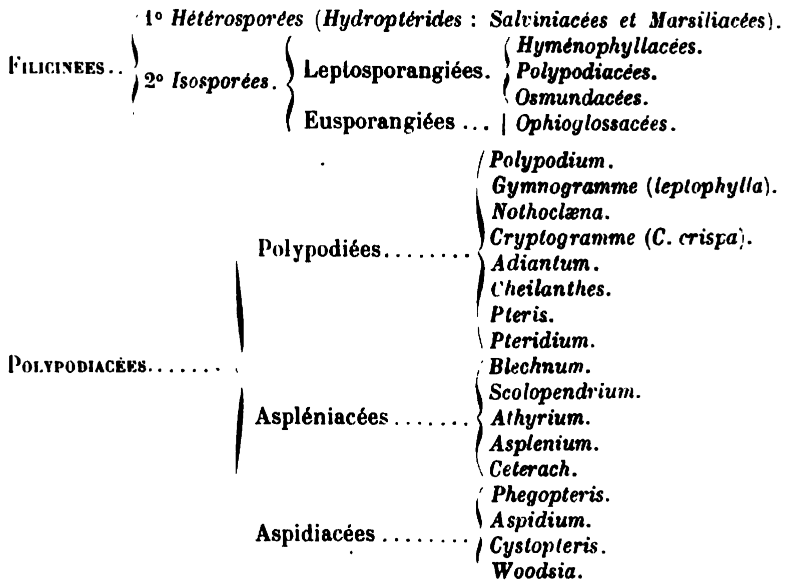
1° Classification de Milde (1).

- Filicinées........................
  - *Hyménophyllacées.*
  - *Polypodiacées.*
  - *Cyathéacées.*
  - *Osmundacées.*
  - *Ophioglossacées.*

- Polypodiacées.
  - I. *Acrostichacées.*
  - II. *Polypodiées*........................
    - *Polypodium.*
    - *Gymnogramme* (*leptophylla, Marantae*).
    - *Allosorus.*
    - *Adiantum.*
    - *Cheilanthes.*
    - *Pteris* (*aquilina*).
  - III. *Aspléniacées*...
    - a. *Paleæ cystopteroideæ.* (Écailles à membr. toutes également épaissies)..
      - *Blechnum.*
      - *Athyrium.*
    - b. *Paleæ clathrateæ.* (Cellules périphériques des écailles à parois plus minces que les autres)..
      - *Asplenium.*
      - *Scolopendrium.*
      - *Ceterach.*
  - IV. *Aspidiacées*........................
    - *Phegopteris.*
    - *Aspidium.*
    - *Cystopteris.*
    - *Woodsia.*
  - V. *Davalliacées.*

(1) Milde, *Filices Europæ et Atlantidis, Asiæ minoris et Sibiriæ.* Leipzig, 1867.

2° Classification de Luerssen (1).



Filicinées..
- 1° *Hétérosporées* (*Hydroptérides* : *Salviniacées et Marsiliacées*).
- 2° *Isosporées*.
  - Leptosporangiées. — *Hyménophyllacées.* *Polypodiacées.* *Osmundacées.*
  - Eusporangiées ... — *Ophioglossacées.*

Polypodiacées.......
- Polypodiées........ — *Polypodium.* *Gymnogramme* (*leptophylla*). *Nothoclæna.* *Cryptogramme* (*C. crispa*). *Adiantum.* *Cheilanthes.* *Pteris.* *Pteridium.*
- Aspléniacées....... — *Blechnum.* *Scolopendrium.* *Athyrium.* *Asplenium.* *Ceterach.*
- Aspidiacées .... — *Phegopteris.* *Aspidium.* *Cystopteris.* *Woodsia.*

Dans leur *Synopsis Filicum* (2). Hooker et Baker ont mentionné toutes les espèces de *Filicinées* qui étaient alors connues.

Dans ce travail, l'ordre des *Filicinées* est subdivisé en six sous-ordres qui sont: les *Gleichéniacées*, les *Polypodiacées*, les *Osmundacées*, les *Schizéacées*, les *Marattiacées* et les *Ophioglossacées*.

Quant au sous-ordre des *Polypodiacées*, il comprend deux groupes, celui des *Involucrées*, dont les espèces ont leurs sores recouverts par un indusium, et celui des *Exinvolucrées*, dont les espèces sont dépourvues d'indusium.

Le groupe des *Involucrées* se subdivise en dix tribus qui sont: les *Cyathéées*, les *Dicksoniées*, les *Hyménophyllées*, les *Davalliées*, les *Lyndsayées*, les *Ptéridées*, les *Blechnées*, les *Aspléniées*, les *Scolopendriées* et les *Aspidiées*.

Le groupe des *Exinvolucrées* ne comprend que trois tribus qui se nomment : les *Polypodiées*, les *Grammitidées* et les *Acrostichées*.

(1) Christian Luerssen, *Die Farnpflanzen oder Gefässbundelkryptogamen*, Zweite Auflage : *Kryptogamen-Flora*, Dritter Band, Leipzig, 1889.

(2) Hooker et Baker, *Synopsis Filicum, or a Synopsis of all Known Ferns...*, Londres, 1883.

Dans l'ouvrage d'Engler et Prantl, intitulé *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (1), la partie consacrée aux *Ptéridophytes* a été traitée par plusieurs auteurs; l'introduction et les pages concernant la famille des *Hyménophyllacées* ont été écrites par Sadebeck, et c'est Diels qui s'est occupé du reste des *Eufilicinées*.

Quoi qu'il en soit, dans ce travail, l'ensemble des *Ptéridophytes* comprend quatre classes : les *Filicales*, les *Sphénophyllales*, les *Equisétales* et les *Lycopodiales*.

La classe des *Filicales* se subdivise en trois groupes qui sont : les *Filicales leptosporangiées*, les *Marattiales* et les *Ophioglossales*, et dont le premier se divise à son tour en deux sous-groupes, celui des *Eufilicinées* et celui des *Hydroptéridées*. Les *Eufilicinées* comprennent huit familles : les *Hyménophyllacées*, les *Cyathéacées*, les *Polypodiacées*, les *Parkériacées*, les *Matoniacées*, les *Gleichéniacées*, les *Schizéacées*, et les *Osmundacées*.

La famille des *Polypodiacées* comprend enfin neuf tribus : les *Woodsiées*, les *Aspidiées*, les *Oléandrées*, les *Davalliées*, les *Aspléniées*, les *Ptéridées*, les *Vittariées*, les *Polypodiées*, et les *Acrostichées*.

Les espèces que j'ai étudiées appartiennent aux tribus des *Woodsiées*, des *Aspidiées*, des *Aspléniées*, des *Ptéridées*, et des *Polypodiées*, sauf l'*Osmunda regalis*, qui se range dans la famille des *Osmundacées*.

Il importe enfin de ne pas passer sous silence l'*Index Filicum* de Christensen (2), qui est une liste de toutes les Fougères connues actuellement, mais dont la publication n'est pas encore achevée.

Dans mon exposition, je suivrai le même ordre que Diels a suivi dans sa classification; en outre, pour les subdivisions des genres, je ferai des emprunts à la classification de Hooker et Baker.

C'est Presl qui, un des premiers, a mis l'anatomie au service de la classification. Il a dit, dans son *Tentamen Pteridographiæ* (3) :

« Les vaisseaux fournissent des caractères distinctifs d'une

(1) Engler und Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien, nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten*, etc., *Pteridophyten*. Leipzig, 1902.

(2) Carl Christensen, *Index Filicum*. Christiania, 1906.

(3) Presl, *Tentamen Pteridographiæ*. Prague, 1836.

telle importance, que leur présence ou leur absence donnent une division primordiale des végétaux, que leur disposition suffit à l'établissement des grandes divisions des plantes vasculaires, et qu'enfin leur distribution dans la tige et les feuilles, dont ils constituent les nervures, permet de distinguer facilement les Monocotylédones des Dicotylédones. »

Dans un autre ouvrage, paru ultérieurement (1), il a décrit de nombreuses coupes transversales prises dans des pétioles de Fougères; mais trois seulement des espèces qu'il a considérées sont françaises; ce sont : l'*Osmunda regalis*, et deux Ophioglossacées, le *Botrychium Lunaria* et l'*Ophioglossum vulgatum*.

Cet auteur a conclu de ses recherches qu'il n'était pas possible d'établir une classification fondée uniquement sur les différences de forme des faisceaux pétiolaires.

Duval-Jouve a apporté un complément à l'œuvre de Presl, en s'occupant spécialement des Fougères indigènes, toujours au point de vue du nombre et de la forme des faisceaux du pétiole (2).

Plus tard, Thomæ a décrit avec beaucoup de détails la structure du pétiole chez un assez grand nombre d'espèces de Fougères (3). Il a ramené cette structure à une certaine quantité de types, qu'il a désignés par des termes comme ceux-ci : *Asplenieen*, *Aspidieen*, *Cyatheaceentypus*. Il a conclu, comme Presl, que les caractères anatomiques ne suffisaient pas pour établir une classification.

Deux années après le travail de Thomæ, M. Colomb s'est proposé de classer les Fougères de France, à l'aide de caractères morphologiques combinés avec les caractères anatomiques du pétiole (4). Il a distingué chez les Fougères françaises cinq types de structure : les types *Aspidium*, *Polypodium*, *Scolopendrium*, *Pteris* et *Osmunda*. En outre, il a séparé avec raison les *Polypodium calcareum*, *Dryopteris* et *Phegopteris* du *P. vul-*

(1) *Die Gefässbündel im Stipes der Farne*. Prague, 1847.

(2) Duval-Jouve, *Etudes sur le pétiole des Fougères*. Haguenau, 1856-1861.

(3) Thomæ, *Die Blattstiele der Farne* (Jahrb. f. wissensch. Bot., t. XVII, 1886).

(4) Colomb, *Essai d'une classification des Fougères de France basée sur leur étude anatomique et morphologique* (Bull. Soc. bot. France, 1888).

gare ; et, de même, il a séparé les *Polystichum Thelypteris* et *Oreopteris* des autres *Aspidiées* françaises.

Depuis, M. Parmentier a fait une étude comparative bien plus étendue sur la structure de la feuille, et principalement du pétiole, chez un grand nombre d'*Eufilicinées* (1). Dans un chapitre spécial, il a décrit la structure du pétiole, uniquement chez les Fougères françaises. En outre, il a cherché à distinguer certaines espèces indigènes à l'aide de caractères tirés de la structure du limbe, tels que le nombre des assises du mésophylle, par exemple.

D'ailleurs, plusieurs auteurs ont prétendu trouver dans l'organisation du limbe des caractères constants et capables de servir pour la classification. C'est ainsi que Peterson, dans ses *Recherches sur la feuille des Fougères indigènes* (2), a rangé les espèces qu'il a étudiées dans quatre groupes, caractérisés ainsi qu'il suit : dans l'un, les prolongements des cellules du mésophylle sont tous dirigés parallèlement à la surface du limbe ; dans un autre, certains de ces prolongements sont encore parallèles à la surface du limbe, tandis que d'autres sont dirigés perpendiculairement à cette surface ; dans un troisième groupe, il existe un tissu palissadique dont les cellules émettent des prolongements (Armpalissadengewebe) ; dans un quatrième enfin, il existe un vrai tissu palissadique.

Dans un travail plus récent (3), Mary Elgin Gloss a étudié la structure du limbe chez un certain nombre d'espèces de Fougères. Cet auteur considère les caractères suivants comme constants : le nombre des assises du mésophylle et du tissu palissadique ; la présence ou l'absence de tissu palissadique ; la présence ou l'absence de chloroleucites dans les cellules épidermiques du limbe ; etc.

Il existe encore des travaux d'une portée moins générale, dans lesquels les données de l'anatomie sont utilisées, soit pour caractériser une espèce en particulier, soit

(1) Parmentier, *Recherches sur la structure de la feuille des Fougères et sur leur classification* (Ann. Sc nat. Bot., 8e série, t. IX, 1899).

(2) Peterson, *Undersöckning af die Inhemska ormbunkarnes Bladbyggnad.* Diss., Lund, 1889.

(3) Mary Elgin Gloss, *Mesophyll of Ferns* (Bull. of the Torr. Bot. Club, vol. XXIV, 1897, New-York).

pour distinguer plusieurs espèces les unes des autres.

On peut citer, par exemple, le travail de Farmer, sur le *Polypodium Schneideri* (1) ; le mémoire de Hofmann, sur le *Scolopendrium hybridum* (2), qui est un hybride entre le *S. officinarum* et le *Ceterach officinarum*; et encore la note de M. Parmentier, sur le *Cystopteris Blindi* (3).

On doit mentionner également la communication dans laquelle MM. Lachmann et Vidal distinguent l'*Aspidium Lonchitis* de l'*A. aculeatum* (4), principalement d'après le nombre de faisceaux que chacune de ces espèces reçoit dans son pétiole.

Ainsi, les auteurs qui ont utilisé les caractères anatomiques pour la classification des Fougères ne se sont adressés qu'à la feuille, et principalement au pétiole. Contrairement à eux, je me suis adressé à tous les organes végétatifs, que je vais passer successivement en revue : dans une première partie, je m'occuperai de la racine et du pétiole ; dans une deuxième, je m'occuperai du limbe ; et enfin, dans une troisième, je parlerai de la tige.

(1) Farmer, *On the structure of a hybrid Fern* (*Polyp. Schneideri* = *Polyp. aureum* × *Polyp. vulgare*, var. *elegantissimum*) (Ann. of Bot., t. XI, 1897).

(2) Hofmann, *Untersuchungen über Scolopendrium hybridum* Milde (Oester. Bot. Zeitsch., t. XLIX, 1899).

(3) Parmentier, *Une nouvelle Fougère hybride : Cystopteris Blindi* Parm. = *Cyst. fragilis* Bernh. × *Asplenium Trichomanes* L. (Bull. Ac. int. Géog. bot., t. VIII, n° 123, 1900, p. 40-42).

(4) Lachmann et Vidal, *Sur la valeur systématique des caractères distinctifs des Polystichum aculeatum et Lonchitis* (Bull. Soc. bot. France, t. LIII, 1906).

PREMIÈRE PARTIE

LA RACINE ET LE PÉTIOLE

TRIBU DES ASPLÉNIÉES

Je vais donc, en premier lieu, m'occuper de la racine et du pétiole, et les étudier d'abord, par exemple, dans la tribu des *Aspléniées*, telle que la comprend Diels (1).

Ce dernier la subdivise en deux sous-tribus : les *Aspléninées*, dont les sores sont fixés sur les nervures latérales, et les *Blechninées*, chez lesquelles les sores sont fixés sur des anastomoses des nervures latérales, parallèles à la nervure médiane.

Sous-tribu des Aspléninées.

Dans la sous-tribu des *Aspléninées*, que je vais d'abord considérer, Diels établit deux sections : l'une, qui comprend notamment les genres *Asplenium*, *Ceterach*, *Scolopendrium*, est caractérisée par des écailles à fortes cellules et par la présence, dans le pétiole, d'un ou de deux faisceaux ; quand le pétiole a deux faisceaux, ces derniers se réunissent à une certaine hauteur en un seul qui présente à sa surface trois ou quatre angles. Dans l'autre section, où se place le genre *Athyrium*, les écailles ont des cellules beaucoup plus délicates que dans la première section, et il y a toujours dans le pétiole deux faisceaux qui se réunissent en un seul, affectant la forme d'un demi-cylindre.

Je vais passer successivement en revue ces quatre genres.

Asplenium. — Dans le genre *Asplenium*, créé par Linné, il n'y a qu'un sore sur la même nervure, et l'indusium s'ouvre du côté interne, c'est-à-dire du côté opposé à la nervure.

(1) Diels, *Cyatheaceen-Osmundaceen*, in Engler und Prantl, *loc. cit.*

J'ai examiné treize espèces appartenant à ce genre, dont toutes les espèces françaises, qui sont au nombre de dix. Hooker et Baker (1) placent ces dernières dans leur section *Euasplenium*, et les ordonnent de la façon suivante : dans un premier groupe, à frondes une fois pennées, ils placent d'un côté l'*A. viride* Huds., à cause de son rachis vert ; d'un autre côté, les *A. Trichomanes* L. et *Petrarchæ* D. C., à cause de leur rachis brun ; en outre, l'*A. septentrionale* Sw., à cause de ses pennes allongées et très étroites ; et enfin l'*A. marinum* L., à pennes coriaces et à nervures relativement obscures. Dans un deuxième groupe, à frondes pennées de deux à quatre fois, Hooker et Baker placent d'un côté les *A. germanicum* Weiss, *Ruta muraria* L. et *Adiantum nigrum* L., à cause de leur nervation subflabellée ; et, d'un autre côté, les *A. fontanum* Bernh. et *lanceolatum* Huds., à cause de leur nervation pennée.

On peut résumer ce qui précède dans le tableau suivant :

A	1°	*Asplenium viride.*
	2°	— *Trichomanes.*
		— *Petrarchæ.*
	3°	— *septentrionale.*
	4°	— *marinum.*
B	1°	*Asplenium germanicum.*
		— *Ruta muraria.*
		— *Adiantum nigrum.*
	2°	— *fontanum.*
		— *lanceolatum.*

Hooker et Baker placent en outre les trois espèces exotiques que j'ai également étudiées dans deux autres sections, savoir : les *A. dimorphum* Kze et *Belangeri* Kze, dans leur section *Darea* Juss., à cause des divisions ultimes de leurs frondes, qui sont allongées et très étroites, et l'*A. Nidus* L. dans leur section *Thamnopteris* Presl, à cause de ses nervures reliées entre elles à leurs extrémités par une ligne transversale intramarginale.

Je vais essayer d'analyser les relations qui existent entre ces diverses espèces au point de vue de la structure de leur racine et de leur pétiole.

Si l'on examine la racine de l'*A. lanceolatum*, par exemple

Hooker et Baker, *loc. cit.*

(fig. 1), on remarque que son cylindre central est entouré, en dehors de l'endoderme, par trois ou quatre assises de cellules, sclérifiées d'une façon tout à fait spéciale; elles le sont, en effet, principalement du côté interne, moins suivant leurs parois radiales, et à peine du côté externe. On y distingue très nettement les zones successives d'épaississements, et leur lumière, extrêmement réduite, est rejetée du côté externe.

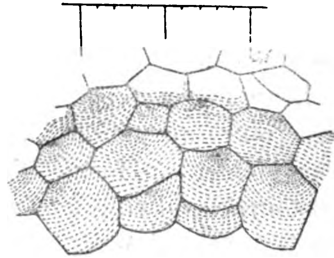


Fig. 1. — Racine de l'*Asplenium lanceolatum* : cellules scléreuses à lumière excentrique, situées autour de l'endoderme (coupe transversale).

Cette variété de sclérenchyme a déjà été observée par Russow, chez l'*Asplenium marinum* (1), et par M. Van Tieghem, chez le *Scolopendrium officinarum* (2).

L'épaisseur de l'anneau scléreux en question est plus ou moins grande, suivant les espèces auxquelles on a affaire ; ainsi, tandis qu'elle comprend seulement une ou deux assises de cellules chez les *Asplenium Ruta muraria* et *Trichomanes*, par exemple, elle en comprend jusqu'à huit ou dix chez l'*Asplenium marinum*. Quoi qu'il en soit, cette sorte de sclérenchyme existe dans la racine de tous les *Asplenium* que j'ai examinés. On verra plus loin qu'elle se rencontre également dans les genres *Ceterach* et *Scolopendrium*.

Dans la structure du pétiole des *Asplenium*, on constate un polymorphisme bien plus accentué que dans celle de leur racine. Toutefois, en règle générale, le faisceau qui, dans le pétiole des *Asplenium*, résulte de la fusion des deux faisceaux initiaux (ou bien le faisceau unique, s'il n'y en a qu'un à l'origine), a toujours sa partie ligneuse en forme d'X. Cette forme a déjà été signalée par Russow (3) dans les genres *Asplenium* et *Scolopendrium*. Elle est particulièrement nette chez l'*A. Adiantum nigrum*, par exemple.

(1) Russow, *Vergleichende Untersuchungen...* (Mém. Acad. St-Pétersbourg, t. XIX, 7e série, 1872).

(2) Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires : Mémoire sur la racine* (Ann. Sc. nat., Bot., t. XIII, 5e série, 1870-1871).

(3) Russow, *loc. cit.*

Dans cette espèce, le pétiole est entouré par une gaine scléreuse, à membranes très épaissies, et qui débute dès la surface. En outre, chacun de ses deux faisceaux possède un arc vasculaire, dont la concavité est tournée du côté extérieur, et dont les extrémités sont un peu recourbées du côté interne, surtout les inférieures.

Lorsque ces faisceaux sont réunis (fig. 2), dans la partie supérieure du pétiole, la section du faisceau résultant affecte sensiblement la forme d'un trapèze, dont la plus grande base est tournée du côté supérieur; quant au bois, il a encore ses quatre extrémités un peu recourbées vers l'intérieur. De plus,

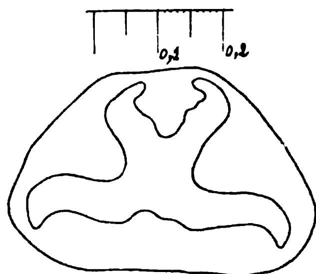


Fig. 2. — Faisceau de la partie supérieure du pétiole de l'*Asplenium Adiantum nigrum*, avec la partie ligneuse en forme d'X (coupe transversale).

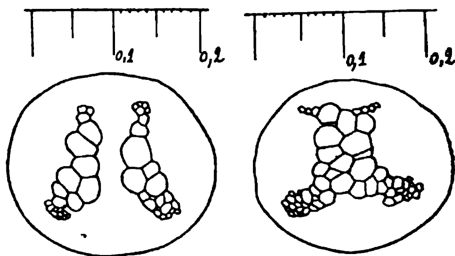


Fig. 3. — Faisceau de la partie supérieure du pétiole de l'*Asplenium Trichomanes* : à gauche, avant la réunion des deux parties ligneuses; — à droite, après cette réunion.

ses deux branches inférieures sont plus courtes que les deux supérieures, car les deux arcs vasculaires initiaux, pour se réunir, prennent contact plus près de leur extrémité inférieure que de leur extrémité supérieure.

On rencontre une structure analogue chez les *A. fontanum*, *viride*, *marinum* et *lanceolatum* ; toutefois, dans ces deux dernières espèces, les extrémités supérieures de l'X vasculaire ne se recourbent pas vers l'intérieur.

Chez les autres *Asplenium* français, les deux branches inférieures de cet X sont presque nulles, et réduites à quelques rares petits vaisseaux.

Prenons pour exemple l'*A. Trichomanes* (fig. 3). Dans cette espèce, le pétiole ne possède qu'un faisceau à sa base ; toutefois, les deux arcs ligneux de ce faisceau sont distincts jusqu'à une

certaine hauteur. Ils sont courts et épais, et leurs extrémités ne se recourbent pas vers l'intérieur ; en outre, leurs deux moitiés inférieures sont parallèles, si bien que, quand ils s'unissent, ces deux moitiés coïncident suivant toute leur longueur, et l'X obtenu a ainsi ses branches inférieures à peu près nulles : on a donc plutôt la forme d'un T. Le pétiole de l'*A. Petrarchæ* est constitué de la même façon.

Le pétiole des *A. Ruta muraria*, *septentrionale* et *germanicum* possède un appareil conducteur semblable à celui que l'on trouve chez les deux *Asplenium* précédents. Mais il existe entre les deux séries d'*Asplenium* que je viens de mentionner des différences dans la structure de l'écorce du pétiole. Chez l'*A. Ruta muraria*, par exemple, cette écorce est dépourvue de gaine scléreuse ; l'épiderme et une ou deux assises sous-jacentes ont seulement leurs membranes un peu épaissies, relativement à celles des autres cellules (fig. 4). C'est grâce à cela que, dans cette espèce, le pétiole a une texture herbacée et est très flexible. Les cellules qui constituent ces deux ou trois assises à parois épaissies ont une section polygonale et s'appliquent étroitement les unes contre les autres. Celles du reste de l'écorce sont arrondies et émettent des bourgeonnements qui délimitent d'assez grandes lacunes; cela rappelle assez la structure d'un mésophylle. Enfin, autour de l'endoderme, il n'y a qu'une assise de cellules à contour polygonal. Le tissu lacuneux atteint par endroits la surface du pétiole, et, à ces endroits, on rencontre des stomates.

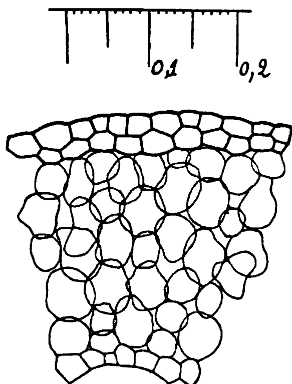


Fig. 4. — Écorce du pétiole de l'*Asplenium Ruta muraria* (coupe transversale).

Chez l'*A. septentrionale*, il existe encore un tissu cortical très spongieux ; mais, comme l'a constaté M. Parmentier (1), à la base du pétiole, l'épiderme et une ou plusieurs assises sous-jacentes sont sclérifiés, et leurs membranes sont même très

(1) Parmentier, *loc. cit.*, p. 350.

épaissies. A un niveau assez peu élevé, ces assises ne sont plus sclérifiées, et l'on a à peu près le même aspect que chez l'*A. Ruta muraria*. Aussi, le pétiole de l'*A. septentrionale* est-il encore flexible.

Enfin, chez l'*A. germanicum*, dont l'aspect général rappelle fort celui de l'*A. septentrionale*, la partie interne du tissu cortical du pétiole présente encore de grandes lacunes; mais, à sa base, le pétiole est entouré par une gaine scléreuse continue et assez épaisse, rappelant celle qui existe chez l'*A. Trichomanes*. Plus haut, cette gaine diminue d'épaisseur, ainsi que les parois de ses éléments, et elle devient discontinue.

L'*A. germanicum*, que l'on a considéré, à cause de ses caractères morphologiques, comme un hybride entre les *A. Trichomanes* et *septentrionale*, présente donc, effectivement, dans l'organisation de son pétiole, un mélange de caractères appartenant à ces deux dernières espèces.

Ainsi, en se basant sur la structure de leur pétiole, on doit grouper les *Asplenium* précédents ainsi qu'il suit : d'abord, les *A. viride*, *Adiantum nigrum*, *fontanum*, *marinum*, *lanceolatum*, ces deux derniers se distinguant des trois premiers, parce que les branches inférieures de l'X vasculaire n'y sont pas recourbées vers l'intérieur ; puis, les *A. Trichomanes* et *Petrarchæ* ; ensuite les *A. Ruta muraria* et *septentrionale*, ce dernier se distinguant de l'*A. Ruta muraria* par la présence d'une gaine scléreuse autour de la base de son pétiole ; enfin, l'*A. germanicum*, qui occupe une position intermédiaire entre ces deux derniers groupes. On peut résumer ces conclusions à l'aide des deux tableaux suivants, qui permettent de comprendre rapidement : à droite, les rapports systématiques qui existent entre les *Asplenium* en question, d'après la classification de Hooker et Baker; à gauche, ceux que révèle l'examen anatomique du pétiole :

A. viride.	*A. viride.*
A. Adiantum nigrum.	{ *A. Trichomanes.*
A. fontanum.	{ *A. Petrarchæ.*
A. marinum.	*A. septentrionale.*
A. lanceolatum.	*A. marinum.*
A. Trichomanes.	{ *A. germanicum.*
A. Petrarchæ.	{ *A. Ruta muraria.*
A. germanicum.	{ *A. Adiantum nigrum.*
A. septentrionale.	{ *A. fontanum.*
A. Ruta muraria.	{ *A. lanceolatum.*

Il importe donc de modifier la classification de Hooker et Baker de la façon suivante : 1° en rapprochant l'*A. viride* et l'*A. marinum* des *A. fontanum* et *lanceolatum* ; 2° en séparant l'*A. Adiantum nigrum* des *A. Ruta muraria* et *germanicum*. pour le rapprocher des *A. viride* et *fontanum* ; 3° enfin, en rapprochant l'*A. septentrionale* des *A. Ruta muraria* et *germanicum*.

Si nous considérons maintenant le pétiole des *A. dimorphum* et *Belangeri*, nous y trouvons une zone scléreuse intracorticale, comme Thomæ en signale une chez les *A. Nidus* et *dimorphum* (1). Cette zone a des membranes très épaissies. A son intérieur, il existe un parenchyme à parois minces, dont les éléments sont arrondis et séparés les uns des autres par de grands méats; à son extérieur, elle est séparée de l'épiderme par des cellules polygonales, à parois épaissies. Les deux arcs vasculaires de la base du pétiole sont allongés et très étroits ; à un certain niveau, ils se réunissent de façon à figurer, sur une coupe transversale, un X à branches inférieures bien développées, mais, comme chez les autres *Asplenium*, plus courtes que les branches supérieures.

Ces dernières sont étalées sur une même ligne droite, perpendiculaire à la ligne de contact des deux arcs vasculaires initiaux ; autrement dit, elles sont presque dans le prolonge-

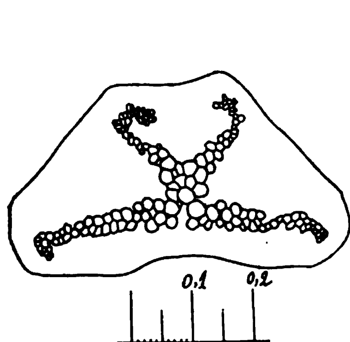


Fig. 5. — Faisceau du pétiole de l'*Asplenium Belangeri*, après la réunion des deux parties ligneuses (coupe transversale).

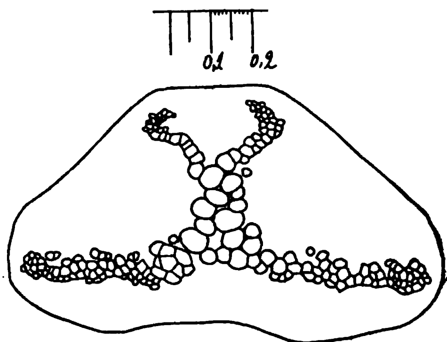


Fig. 6. — Faisceau du pétiole de l'*Asplenium dimorphum*, après la réunion des deux parties ligneuses (coupe transversale).

ment l'une de l'autre. Leurs extrémités sont un peu recourbées vers l'intérieur chez l'*A. Belangeri* (fig. 5), contrairement à ce qui a lieu chez l'*A. dimorphum* (fig. 6).

(1) Thomæ, *Die Bluttstiele der Farne* (Jahrb. f. wissensch. Bot., t. XVII, 1886).

Autour des faisceaux pétiolaires de l'*A. dimorphum*, il y a une assise de cellules qui sont sclérifiées principalement suivant leurs parois radiales et suivant leurs parois externes (1).

C'est là une « Stützscheide », au sens que Russow donne à ce terme. Cette formation manque chez l'*A. Belangeri*. Chez ce dernier, l'intervalle compris entre les deux faisceaux initiaux est occupé par un amas de sclérenchyme, dans lequel les membranes sont très épaissies, et les lumières, généralement excentriques. Ce pilier scléreux émet un prolongement dans sa partie supérieure, et, après la réunion des deux faisceaux, c'est effectivement du côté supérieur du nouveau faisceau obtenu qu'il se trouve. Il est alors bien moins important qu'au début, et disparaît rapidement.

Ainsi, les *A. dimorphum* et *Belangeri* se distinguent aisément des *Asplenium* dont j'ai parlé précédemment, principalement par leur gaine scléreuse intracorticale, et cela concorde avec la classification de Hooker et Baker, qui ont placé ces deux espèces dans une section autre que celle des *Euasplenium*.

On trouve encore une gaine scléreuse intracorticale dans le pétiole de l'*A. Nidus*. Ce pétiole a une forme particulière : sa section, en effet, figure un triangle, avec une base légèrement convexe, tournée du côté supérieur. Du côté inférieur, ce triangle émet un prolongement demi-cylindrique.

De plus, dans ce pétiole, la cuticule a une grande épaisseur, qui équivaut presque à la moitié de celle des cellules épidermiques sous-jacentes. En dedans de la gaine scléreuse, on trouve plusieurs assises de cellules ayant un contour polygonal, et dont les parois sont plus épaisses que celles des cellules plus internes, qui ont un contour arrondi.

Les deux arcs ligneux des faisceaux sont très allongés et recourbés à angle droit en un certain point ; c'est en ce point que se fait l'union des deux arcs ligneux, grâce à un pont transversal très court, correspondant à ce que les Allemands appellent une « Querband ». Les branches de l'X ainsi obtenu ne sont pas recourbées vers l'intérieur à leurs extrémités. Le faisceau dans lequel est contenu cet X possède, autour de son endoderme, une

(1) Thomæ, *loc. cit.*

assise de cellules, dont les parois sont un peu plus épaissies que celles des cellules environnantes. De plus, à ses quatre angles, on trouve un amas de cellules à parois sclérifiées suivant une très grande épaisseur ; cet amas est mince et concave extérieu-

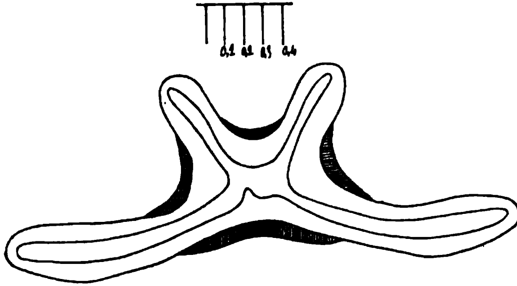


Fig. 7. — Faisceau de la partie supérieure du pétiole de l'*Asplenium Nidus*, avec les quatre piliers scléreux qui l'accompagnent.

rement (fig. 7). Comme on le verra plus loin, ce caractère rapproche l'*A. Nidus* des espèces du genre *Scolopendrium*.

En raison de sa structure, l'*A. Nidus* doit donc occuper, dans la classification, une place différente de celles qu'occupent les autres *Asplenium* que je viens d'examiner.

Ceterach. — Considérons maintenant le genre *Ceterach*.

Dans les espèces de ce genre, qui a été créé par Willdenow, les nervures sont anastomosées vers leurs extrémités, et la face inférieure du limbe est recouverte par des écailles ; en outre, les sores sont situés comme chez les *Asplenium*, mais l'indusium est rudimentaire.

Le genre *Ceterach*, qui est très restreint, est admis par plusieurs auteurs, notamment par Milde (1), Luerssen (2) et Christensen (3) ; ce dernier y reconnaît quatre espèces. Quant à Hooker et Baker, ils placent une partie de ces espèces dans le genre *Gymnogramme*, et les autres, notamment le *Ceterach officinarum* Willd. (= *Asplenium Ceterach* L.), dans la section *Hemidictyum* Presl du genre *Asplenium*.

Le *C. officinarum*, dont je vais étudier la structure, est le seul *Ceterach* français.

(1) Milde, *loc. cit.*
(2) Luerssen, *loc. cit.*
(3) Carl Christensen, *loc. cit.*

Dans sa racine, on trouve, autour de l'endoderme, une gaine scléreuse semblable à celle qui existe chez les *Asplenium*.

Dans son pétiole, il possède, immédiatement au-dessous de l'épiderme, plusieurs assises de cellules à parois un peu épaissies. Quant aux faisceaux, M. Lachmann, en parlant de leur insertion sur ceux du rhizome, dit qu'ils sont accolés, mais généralement distincts à la base (1). A la partie inférieure du pétiole, en effet, on trouve, sur une coupe transversale, un faisceau unique, qui ne possède même qu'un seul amas de vaisseaux; cela n'existe que suivant un espace très court, durant lequel le pétiole est, d'ailleurs, plus étroit que dans le reste de son étendue. Puis, le bois se sépare en deux parties, ainsi que le faisceau; entre les deux nouveaux faisceaux obtenus, il s'insinue un amas de sclérenchyme qui existait à la partie supérieure du faisceau primitif. Il existe également, à la base du pétiole, deux autres amas scléreux qui sont situés sur les faces latérales de ce faisceau primitif, et qui conservent la même position, après la division de ce dernier. L'amas scléreux central se partage bientôt en deux parties, et chaque faisceau est alors accompagné par deux piliers scléreux (2), répondant à ce que Russow a appelé des Stützbündel. Celui de ces piliers qui est situé du côté interne de chaque faisceau est le plus développé; il s'avance beaucoup plus du côté supérieur que du côté inférieur, et cela se comprend, puisqu'il provient de la division de l'amas scléreux qui existait primitivement au côté supérieur du faisceau initial. Les membranes de ces piliers scléreux sont très épaissies, et les lumières des cellules y sont excentriques, comme dans l'écorce interne de la racine.

Dans la partie supérieure du pétiole, les deux faisceaux se réunissent à nouveau, ainsi que les deux piliers scléreux internes qui sont alors confondus en un seul, situé du côté supérieur du faisceau résultant, et subsistant même après la disparition des deux piliers latéraux.

Quant au bois du faisceau ainsi obtenu, il affecte une forme

(1) Lachmann, *Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères*, légende de la figure 17 de la planche II (Ann. Soc. bot. Lyon, t. XVI, 1889).

(2) Duval-Jouve, *Études sur le pétiole des Fougères*. Haguenau, 1856-1861.

de T, comme chez les *Asplenium Trichomanes* et *Ruta muraria*, par exemple.

Ainsi, si l'on fait abstraction des piliers scléreux de son pétiole, on peut dire que le *Ceterach officinarum* a une structure rappelant tout à fait celle des *Asplenium*.

D'ailleurs, il existe des formations analogues à ces amas de sclérenchyme chez divers *Asplenium*. Chez l'*A. viride*, en effet, on remarque, à la base du pétiole, et du côté interne de chaque faisceau, un pilier scléreux peu épais; chez l'*A. fontanum*, il y en a également un du côté externe de chaque faisceau. Enfin, Russow a signalé la même chose à la base du pétiole, chez l'*A. Ruta muraria* (1). C'est dire qu'il existe des termes de passage entre les *Asplenium* dépourvus de piliers scléreux et le *Ceterach officinarum*, qui en possède.

Scolopendrium. — Dans la sous-tribu des *Aspléninées*, il me reste encore à examiner les genres *Scolopendrium* et *Athyrium*. Le genre *Scolopendrium*, créé par Smith, est caractérisé par le fait que les sores y sont fixés par paires, sur deux nervures successives; les deux indusium, dans chaque paire de sores, se recouvrent au début, puis s'ouvrent en regard l'un de l'autre, à la maturité. C'est comme si l'on rapprochait deux sores d'*Asplenium*, de façon que les bords libres de leurs indusia soient tournés l'un vers l'autre.

Le genre *Scolopendrium*, confondu par Linné avec le genre *Asplenium*, est généralement admis aujourd'hui, et placé auprès des genres *Asplenium* et *Ceterach*, par Milde et Diels, par exemple. Toutefois, dans la classification de Hooker et Baker, il constitue à lui seul une tribu, dite des *Scolopendriées*, et équivalente à celle des *Aspléniées*. Hooker et Baker signalent neuf espèces de *Scolopendrium*, qu'ils placent dans quatre sections différentes.

Les deux seules espèces qui vivent en France (*S. officinarum* Sw. et *S. Hemionitis* Cav.) appartiennent à la section *Euscolopendrium*. Je vais les passer successivement en revue, au point de vue anatomique.

Toutes les deux ont une racine constituée comme celle des *Asplenium*. En outre, le *S. officinarum* possède dans son pé-

(1) Russow, *loc. cit.*

tiole une gaine scléreuse intracorticale, comme les *Asplenium Nidus*, *dimorphum* et *Belangeri*; mais les membranes de cette gaine scléreuse sont moins épaisses que chez ces trois *Asplenium*.

Il possède également deux arcs vasculaires qui ont leur extrémité inférieure recourbée « en crochet » du côté interne, selon l'expression de M. Parmentier (1). Après leur réunion, ils se touchent à peu près en leur milieu. L'x ainsi obtenu a ses branches inférieures encore recourbées du côté interne.

Depuis Duval-Jouve, on sait que les faisceaux pétiolaires de la Scolopendre sont accompagnés par deux piliers scléreux (« Stützbündel »), comme ceux du *Ceterach officinarum*. Les membranes de ces piliers sont très épaissies et ne laissent subsister dans chaque cellule qu'une faible lumière centrale. Celui qui est situé du côté interne est plus important que l'autre; en outre, il ne s'avance pas plus du côté supérieur que du côté inférieur, contrairement à ce qui a lieu chez le *Ceterach officinarum*. A mesure que les faisceaux se rapprochent, les deux piliers scléreux internes en font autant, et ils arrivent finalement à se toucher, puis à se confondre en un seul, qui devient peu à peu convexe du côté inférieur, mais demeure concave du côté supérieur. Puis, ce nouveau pilier s'étrangle de plus en plus en son milieu, dans un sens perpendiculaire aux grands axes des faisceaux; et après la réunion de ces derniers, il est naturellement divisé en deux masses, comprenant toutes les deux une partie de chacun des deux piliers primitifs. Autrement dit, chacun de ces deux piliers primitifs sert à former une moitié du pilier supérieur et une moitié du pilier inférieur du faisceau définitif. Quant aux piliers latéraux, ils restent intacts.

Le *S. Hemionitis* diffère du *S. officinarum* par les caractères suivants : Les deux faisceaux du pétiole sont coalescents à la base de ce dernier; mais leurs deux arcs ligneux sont d'abord distincts ; de plus, la gaine scléreuse commence immédiatement au-dessous de l'épiderme du pétiole, comme chez le *Ceterach officinarum* (2).

(1) Parmentier, *Recherches sur la structure de la feuille des Fougères et sur leur classification* (Ann. Sc. nat., Bot., t. IX, 8e série, 1899).
(2) Parmentier, *loc. cit.*

Ainsi, le genre *Scolopendrium*, par la structure de sa racine et par celle de son pétiole, rappelle les genres *Asplenium* et *Ceterach*. Il se rapproche particulièrement de ce dernier genre par la présence de piliers scléreux dans son pétiole. On sait, d'ailleurs, qu'il existe entre le *Ceterach officinarum* et le *Scolopendrium officinarum* un hybride, qui est le *Scolopendrium hybridum* Milde, et qui a été l'objet d'une étude spéciale de la part de Hofmann (1).

Toutefois, on ne saurait éloigner les genres *Ceterach* et *Scolopendrium* des *Asplenium*, à cause des piliers scléreux de leur pétiole, puisqu'on trouve des formations analogues chez certains *Asplenium*, tels que les *A. viride*, *fontanum*, *Belangeri* et *Nidus*.

D'ailleurs, plusieurs auteurs ont constaté que ces trois genres présentent entre eux de grandes affinités au point de vue morphologique ; c'est ainsi que le *Ceterach officinarum* a été appelé *Asplenium Ceterach* par Linné et *Scolopendrium Ceterach* par Symons, et que le *Scolopendrium officinarum* a été appelé *Asplenium Scolopendrium* par Linné.

L'anatomie montre que ces appellations sont loin d'être dénuées de fondement, et, si l'on veut conserver aux trois types *Asplenium*, *Ceterach*, *Scolopendrium*, leur dignité de genres, à cause de leurs différences morphologiques, elle nécessite néanmoins de les rapprocher étroitement, puisqu'ils ont tous les trois un plan d'organisation absolument analogue dans leurs racines et dans leurs pétioles.

La classification de Diels, par exemple, prévaut donc à cet égard sur celle de Hooker et Baker, car, comme je l'ai dit plus haut, ces deux auteurs éloignent le genre *Scolopendrium* du genre *Asplenium* en le plaçant dans une tribu spéciale. La série des trois genres *Asplenium*, *Ceterach*, *Scolopendrium*, est donc très homogène au point de vue anatomique.

Athyrium. — Nous arrivons maintenant au genre *Athyrium*.

Ce genre, créé par Roth, était autrefois confondu avec le genre *Asplenium* ; d'ailleurs, Hooker et Baker en font encore

(1) Hofmann, *Untersuchungen über Scolopendrium hybridum* Milde (Œster. Bot. Zeitsch., t. XLIX, 1899, p. 161-164 et 216-221).

une section de ce dernier. Il se distingue principalement des *Asplenium* par ses écailles à cellules délicates. En France, il est représenté par deux espèces : l'*A. Filix-fœmina* Roth (= *Asplenium F. fœmina* Bernh.) et l'*A. alpestre* Nylander (= *Asplenium alpestre* Mett.) qui se distinguent en ce que, dans la première, les sores sont arqués, ainsi que l'indusium qui les recouvre, tandis que, dans la seconde, ils sont arrondis et dépourvus d'indusium.

Au point de vue anatomique, ces deux espèces se séparent nettement des vrais *Asplenium*. La racine de l'*A. Filix-fœmina* est dépourvue de gaine scléreuse ; mais les membranes de son écorce, quoique non sclérifiées, sont toutes assez fortement épaissies, sauf celles de l'épiblème, et elles le sont d'autant plus que les cellules auxquelles elles appartiennent sont situées davantage vers l'extérieur (fig. 8).

Je n'ai rencontré une semblable structure dans aucun autre

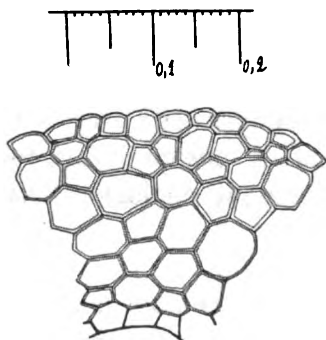


Fig. 8. — Écorce de la racine de l'*Athyrium Filix-fœmina* (coupe transversale).

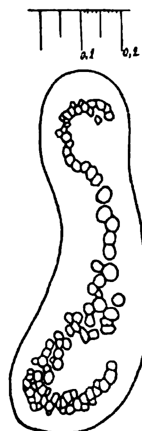


Fig. 9. — Un des deux faisceaux pétiolaires de l'*Athyrium Filix-fœmina* (coupe transversale).

groupe de Fougères. Quant au pétiole, il possède deux faisceaux, dans lesquels le bois a une forme très spéciale (fig. 9). Sur une coupe transversale, ce bois est très allongé ; on ne trouve guère, dans la plus grande partie de son étendue, qu'une épaisseur de vaisseaux, et ces vaisseaux sont souvent discontinus. C'est dans la partie supérieure de sa région médiane qu'il

présente son maximum de largeur. A partir de cet endroit, jusque tout auprès de son extrémité supérieure, il comprend encore plusieurs épaisseurs de vaisseaux. Il est donc plus large dans sa partie supérieure que dans sa partie inférieure.

Son extrémité inférieure est recourbée en arc de cercle, et elle est moins allongée que son extrémité supérieure ; cette dernière, après s'être recourbée, est presque rectiligne, et parallèle à la région d'où elle est issue. Dans la partie supérieure du pétiole, les deux amas vasculaires que je viens de décrire entrent en contact par leurs extrémités inférieures et semblent réunis par une bande transversale (« Querband »).

Quant à l'*Athyrium alpestre*, je n'ai pu en examiner qu'un fragment de pétiole desséché. J'y ai vu deux cordons ligneux, semblables à ceux que l'on trouve chez l'*A. Filix-fœmina*, mais un peu plus épais que ces derniers.

D'après ce qui précède, il importe donc de distinguer le genre *Athyrium* du genre *Asplenium*.

Sous-tribu des Blechninées.

Je vais maintenant passer en revue quatre espèces appartenant au genre *Blechnum* L. qui est le type de la sous-tribu des *Blechninées*. Parmi ces quatre espèces, se trouve l'unique *Blechnum* français, qui est le *B. Spicant* Roth (= *Lomaria Spicant* Desv.) et que Diels place dans sa section *Lomaria* Willd. du genre *Blechnum*. Quant aux trois autres *Blechnum*, qui sont les *B. brasiliense* Desv., *Lanceola* Sw. et *occidentale* L., Diels les a placés dans sa section *Eublechnum*.

Hooker et Baker admettent le genre *Lomaria* Willd., qu'ils placent dans leur tribu des *Ptéridées* ; ils y rangent le *Blechnum Spicant* ; et ils mettent le genre *Blechnum* proprement dit, comprenant les trois autres espèces en question, dans leur tribu des *Blechnées*. Ils distinguent les *Blechnum* des *Lomaria* parce que les sores des *Blechnum* sont situés à côté de la nervure médiane de la feuille qui les porte, tandis que ceux des *Lomaria* sont situés à une certaine distance de cette nervure médiane.

Chez tous les *Blechnum* en question, la racine possède, autour de son endoderme, une gaine scléreuse dont toutes les membranes

sont également épaissies. Russow avait déjà signalé ce fait chez le *B. Spicant*, (1) et M. Van Tieghem, chez le *B. occidentale* (2).

Mais ces *Blechnum* n'ont pas tous la même structure dans leur pétiole. Chez le *B. Spicant*, le pétiole possède deux faisceaux principaux, dont la partie ligneuse est en forme d' « hippocampe » ; entre ces deux faisceaux, du côté inférieur, il en existe généralement un troisième, plus petit que les deux autres, et dont le bois est en forme d'arc, à convexité tournée du côté inférieur. C'est la seule Fougère française dans le pétiole de laquelle on trouve ainsi un petit faisceau inférieur, en même temps que deux autres faisceaux, plus gros, avec bois en « hippocampe » (3). Cet « hippocampe » est très court et renflé dans sa partie centrale, où l'on trouve de grands vaisseaux, qui sont plus ou moins discontinus ; les vaisseaux des extrémités sont beaucoup moins grands que les précédents. Ces extrémités sont courtes ; toutefois, celle qui se trouve du côté supérieur est plus importante que l'autre (fig. 10).

Chez les *B. occidentale* et *Lanceola*, on trouve encore dans le pétiole un petit faisceau inférieur, semblable à celui du *B. Spicant* ; mais la forme du bois des deux plus gros faisceaux n'est pas la même chez ces deux espèces.

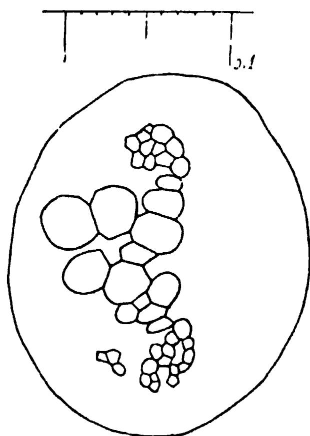


Fig. 10. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Blechnum Spicant* (coupe transversale).

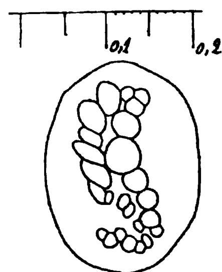


Fig. 11. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Blechnum occidentale* (coupe transversale).

Chez le *B. occidentale* (fig. 11), elle rappelle un « hippocampe »

(1) Russow, *loc. cit.*
(2) Van Tieghem, *loc. cit.*
(3) Parmentier, *loc. cit.*, p. 354.

dont l'extrémité inférieure serait nulle et la partie principale plus allongée que chez le *B. Spicant*; en outre, dans cette région principale, les vaisseaux sont ordonnés suivant deux rangées environ, dans le sens de l'épaisseur, et ils sont en plus grand nombre que chez le *B. Spicant*. Du côté inférieur, on remarque deux ou trois vaisseaux qui équivalent à une extrémité inférieure très rudimentaire. L'extrémité supérieure, au contraire, est bien développée.

Chez le *B. Lanceola*, le bois des deux gros faisceaux ne se recourbe à aucune de ses extrémités et figure un croissant, à éléments plus ou moins discontinus dans sa partie centrale (fig. 12).

Chez le *B. brasiliense*, qui est une plante beaucoup plus

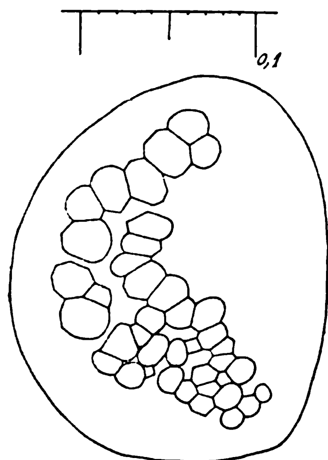


Fig. 12. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Blechnum Lanceola* (coupe transversale).

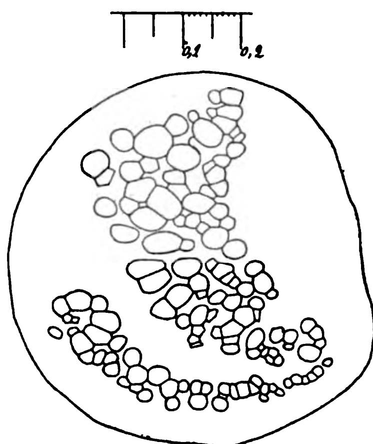


Fig. 13. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Blechnum brasiliense* (coupe transversale).

vigoureuse que les précédentes, on trouve, dans le pétiole, de nombreux petits faisceaux; j'en ai compté sept à la base, savoir: un médian, qui est le plus gros et qui est suivi de chaque côté par trois autres, dont le diamètre est de moins en moins grand, à mesure qu'on avance du côté supérieur. De cette façon, le pétiole conserve sa symétrie bilatérale. Quant aux deux gros faisceaux, ils ont un bois en « hippocampe » (fig. 13), dont la partie principale est très développée et contient de nombreux vaisseaux; la section de cette partie principale affecte sensi-

blement une forme de triangle rectangle, dont l'angle droit et la plus grande base sont tournés vers l'intérieur. L'extrémité inférieure est presque nulle, et l'extrémité supérieure est, au contraire, très allongée et sensiblement parallèle au contour intérieur de la région principale, à laquelle elle est reliée par une ligne de petits vaisseaux ; elle va en s'élargissant ensuite de plus en plus, à partir de son origine. Russow signale dans cette espèce une « Stützscheide » autour des faisceaux pétiolaires (1). Autour des petits faisceaux, j'ai vu, en effet, une ou deux rangées de cellules sclérifiées, à parois très épaissies. Autour des gros, j'ai vu aussi par endroits de semblables éléments, mais jamais ces derniers n'étaient réunis en une zone continue.

Les quatre *Blechnum* qui précèdent possèdent donc tous le même plan de structure dans leurs racines. Mais, dans leurs pétioles, on trouve de grandes différences dans la forme du bois des deux faisceaux principaux.

Hooker et Baker ont donc eu raison de placer les *B. Lanceola*, *occidentale* et *brasiliense* dans trois groupes différents de leur section *Eublechnum*, selon qu'ils ont des frondes entières, pennées ou pennatifides. Mais je ne saurais approuver ces auteurs d'avoir placé le *B. Spicant* dans un genre et dans une tribu à part, car, au point de vue anatomique, il ne diffère pas plus de ces trois *Blechnum* que ceux-ci ne diffèrent entre eux ; et, au point de vue de l'organisation des sores, il ne présente avec eux que des différences très faibles.

Ainsi, le genre *Blechnum* s'éloigne au point de vue anatomique, d'un côté, du genre *Athyrium* ; de l'autre, des genres *Asplenium*, *Ceterach* et *Scolopendrium*, par l'organisation de sa racine comme par celle de son pétiole. Diels a donc eu raison de le séparer de ces quatre derniers genres. Milde l'avait déjà éloigné des genres *Asplenium*, *Ceterach*, *Scolopendrium*, mais il l'avait laissé dans le même groupe que le genre *Athyrium*.

Les espèces d'*Aspléniées* que j'ai examinées se répartissent donc, d'après leur structure, dans trois groupes principaux, comprenant, d'un côté, les genres *Asplenium*, *Ceterach*, *Scolopendrium* ; de l'autre, le genre *Athyrium* ; et enfin le genre *Blechnum*.

(1) Russow, *loc. cit.*

TRIBU DES ASPIDIÉES

Après cela, je vais examiner un certain nombre d'espèces d'*Aspidiées* appartenant à la sous-tribu des *Aspidinées*, caractérisée par la présence d'un indusium et par des nervures plusieurs fois dichotomes; tandis que, dans la sous-tribu des *Diptéridinées*, il n'y a jamais d'indusium, et les nervures ne se dichotomisent qu'une fois. Ces espèces d'*Aspidinées*, au nombre de douze, sont les suivantes :

1° ***Aspidium coadunatum*** Wall.
2° — ***umbrosum*** Sw.
3° — ***Forsteri*** Kze et Mett. (= ***Aspidium latifolium*** J. Sm.).
4° ***Nephrodium molle*** Desv.
5° — ***macrophyllum*** Bak.
6° ***Aspidium angulare*** Wild. (= ***Polystichum angulare*** Babington).
7° ***Aspidium Filix-Mas*** Sw. (= ***Nephrodium Filix-Mas*** Rich. ; = ***Polystichum Filix-Mas*** Roth).
8° ***Aspidium spinulosum*** Sw. (= ***Nephrodium spinulosum*** Strempel ; = ***Polystichum spinulosum*** D. C.).
9° ***Aspidium cristatum*** Sw. (= ***Nephrodium cristatum*** Mich. ; = ***Polystichum cristatum*** Roth).
10° ***Aspidium æmulum*** Sw. (= ***Nephrodium æmulum*** Bak. ; = ***Polystichum æmulum*** Corbière).
11° ***Aspidium rigidum*** Sw. (= ***Nephrodium rigidum*** Desv. ; = ***Polystichum rigidum*** D. C.).
12° ***Nephrodium Thelypteris*** Strempel (= ***Aspidium Thelypteris*** Sw. ; = ***Polystichum Thelypteris*** Roth).

Les sept dernières de ces espèces seulement croissent en France.

La plupart des *Aspidinées* en question ont été placées, suivant les auteurs, soit dans le genre *Polystichum*, soit dans le genre *Aspidium*, soit dans le genre *Nephrodium*. Diels admet ces trois genres. Il caractérise les deux premiers par leur indusium en forme de bouclier, et il les distingue l'un de l'autre en ce que, chez les *Polystichum*, le bord du limbe est souvent denté et le pétiole a une texture ferme, tandis que, chez les *Aspidium*, le pétiole a une texture herbacée. Il distingue enfin le genre *Nephrodium* à cause de son indusium réniforme et de son pétiole ramifié une ou plusieurs fois. Hooker et Baker n'admettent que les genres *Aspidium* et *Nephrodium*, et ils les distinguent l'un de l'autre en ce que, chez les *Aspidium*, l'indusium est orbiculaire et fixé par son centre, tandis que, chez les

Nephrodium, il est réniforme et fixé par son sinus. Ils font du genre *Polystichum* une section du genre *Aspidium*. Certains auteurs, tels que Milde et Luerssen, n'admettent même que le genre *Aspidium*, parmi les trois en question.

Hooker et Baker placent l'*Aspidium angulare* dans la section *Polystichum* de leur genre *Aspidium*, et ils mettent, parmi les *Nephrodium* : 1° dans la section *Lastrea* Presl, caractérisée par des nervures toutes libres : d'abord, dans un même groupe, les *N. Thelypteris* et *Filix-Mas*, à cause de leurs nervures dichotomes ; dans un autre groupe, d'un côté, les *N. rigidum* et *spinulosum*, à cause de leurs frondes oblongues-lancéolées ou oblongues-deltoïdes ; de l'autre, le *N. æmulum*, à cause de ses frondes subdeltoïdes ; dans un troisième groupe, le *N. cristatum*, à cause de ses pennes découpées presque jusqu'au rachis, suivant des lobes dentés; 2° ensuite, dans la section *Eunephrodium*, le *N. molle*, à cause des petites nervures inférieures de chacun de ses lobes, qui s'unissent à celles qui leur sont contiguës dans les lobes voisins ; 3° enfin, dans la section *Sagenia* Presl, le *N. macrophyllum*, à cause de ses nervures anastomosées entre elles, de façon à former des mailles très nombreuses, comprenant à leur intérieur d'autres nervures, qui sont libres. Cela peut se résumer dans le tableau suivant :

1°			*Aspidium angulare.*
2°	Groupe 1		*Nephrodium Thelypteris.*
			N. Filix-Mas.
	Groupe 2		*N. cristatum.*
	Groupe 3	a	*N. rigidum.*
			N. spinulosum.
		b	*N. æmulum.*
3°			*N. molle.*
4°			*N. macrophyllum.*

Diels classe ces espèces d'une façon que l'on peut exposer brièvement ainsi qu'il suit :

1° *Aspidium macrophyllum.*
2° *Polystichum angulare.*

3° *Nephrodium.*	*Furcatoveniæ* (Nervures latérales fourchues).	*N. Thelypteris.* *N. Filix-Mas.*
	Spinulosæ (Pétiole penné trois ou quatre fois).	*N. spinulosum.* *N. cristatum.* *N. rigidum.* *N. æmulum.*
	Dissectæ (Pétiole ramifié au moins deux fois).	*N. parasiticum* Bak. (= *N. molle*).

Aucun des auteurs précédents ne signale les *Aspidium umbrosum*, *coadunatum* et *Forsteri*.

Au point de vue anatomique, les *Aspidinées* que j'ai examinées se répartissent en deux catégories principales. La première est représentée par les *Aspidium angulare*, *coadunatum*, *Forsteri*, ainsi que par les *Nephrodium Filix-Mas*, *spinulosum*, *cristatum*, *macrophyllum*, *æmulum*, *rigidum*, dont j'ai examiné la racine et le pétiole; toutefois, pour le *N. rigidum*, je n'ai pu me procurer qu'un fragment de pétiole desséché.

Dans toutes ces espèces, la racine possède, autour de son endoderme, une gaine scléreuse, dont les cellules ont leurs parois toutes également épaissies, comme l'ont remarqué M. Van Tieghem chez le *Nephrodium Filix-Mas* (1), et Rumpf chez le *Nephrodium spinulosum* (2). Cette gaine peut être plus ou moins épaisse ; elle comprend généralement cinq ou six assises de cellules, mais ce nombre peut s'élever jusqu'à neuf ou dix, comme, par exemple, chez l'*Aspidium angulare*. Cette structure est donc analogue à celle que l'on rencontre chez les *Blechnum*.

Quant au pétiole, il possède deux gros faisceaux ovales, situés du côté supérieur, et que Thomæ (3) nomme pour cela « Oberstränge » ; il en possède aussi un certain nombre d'autres, plus petits, qui sont arrondis et situés du côté inférieur, suivant un arc parallèle à la surface du pétiole (« Unterstränge »). Thomæ considère ce mode d'organisation comme caractéristique des *Aspidiées*, et le nomme « Aspidientypus ». Tous ces faisceaux sont entourés par une assise de cellules sclérifiées uniquement suivant leur paroi interne (fig. 14). Les plus petits d'entre eux possèdent une partie vasculaire qui est sensiblement en forme d'arc, à convexité tournée vers la surface du pétiole, comme chez les *Blechnum* ; leur nombre est variable, suivant les espèces auxquelles on a affaire. Quant aux deux plus gros, ils ont un bois en forme de triangle ; ce triangle émet, à partir de sa pointe supérieure, un prolongement tourné du

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*
(2) Rumpf, *Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel* (Bibliotheca Botanica, Heft 62, Bd XI, V).
(3) Thomæ, *loc. cit.*

côté interne (1). Cette forme a été comparée à celle d'une corne d'abondance (« füllhornartige Gestalt ») par Russow (2), et à celle d'une « cornue à col mince et court » par M. Colomb (3).

Chez les *Nephrodium Filix-Mas*, *spinulosum*, *cristatum*, *rigidum*, *æmulum*, et chez l'*Aspidium angulare*, le prolongement qui part de la pointe supérieure du triangle possède des vaisseaux plus petits que ceux du triangle, et semblables à ceux qui existent dans la région d'où il est issu. En outre, il est court, mais assez épais (fig. 14).

Chez le *Nephrodium macrophyllum* (fig. 15), il est encore peu allongé et réduit à une ligne de très petits vaisseaux, à parois extrêmement minces ; de plus, il longe le côté interne du triangle, au lieu de s'en écarter, comme dans les espèces précédentes. Enfin, la partie triangulaire est plus importante que chez les *Aspidinées* dont j'ai parlé précédemment, et elle est aussi plus élargie au sommet ; toutefois, sa forme générale rappelle encore celle d'un triangle.

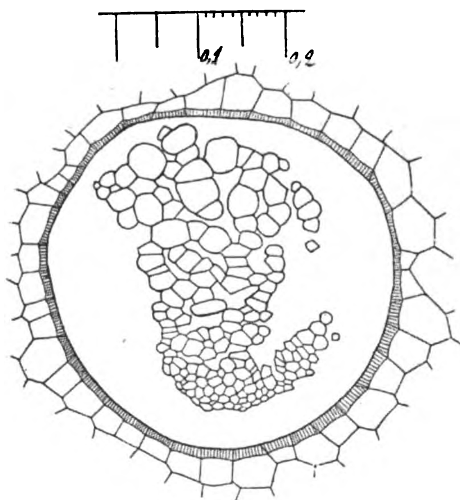


Fig. 14. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux de l'*Aspidium cristatum* (coupe transversale).

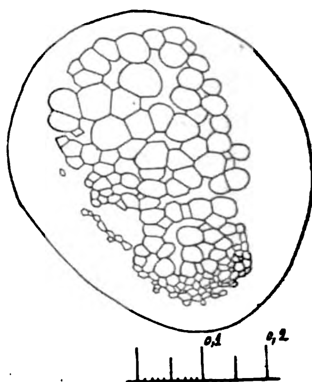


Fig. 15. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Nephrodium macrophyllum* (coupe transversale).

(1) Thomæ, *loc. cit.*
(2) Russow, *loc. cit.*
(3) Colomb, *loc. cit.*

Chez l'*Aspidium Forsteri* (fig. 16), elle est beaucoup plus réduite que chez les autres *Aspidinées* ; son prolongement est constitué par une ligne de très petits vaisseaux, comme chez le *Nephrodium macrophyllum*, et il longe encore le côté interne du triangle.

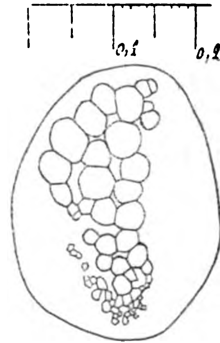


Fig. 16. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux de l'*Aspidium Forsteri* (coupe transversale).

Chez l'*Aspidium coadunatum* (fig. 17 et 18), on n'a plus la forme d'un triangle, mais plutôt celle d'un rectangle assez allongé et moins large à sa partie inférieure qu'à sa partie supérieure, où il possède un renflement du côté externe. Grâce à ce renflement, et au prolongement situé du côté interne, le cordon ligneux semble coiffé d'un casque à sa partie supérieure.

Déjà, chez le *Nephrodium macrophyllum*, le sommet du triangle était plus large que chez les autres espèces que j'ai examinées. Si l'on suppose qu'il s'élargisse

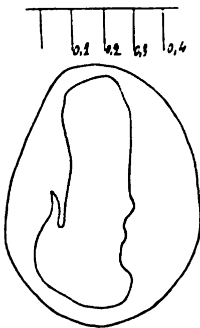


Fig. 17. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux de l'*Aspidium coadunatum* (coupe transversale).

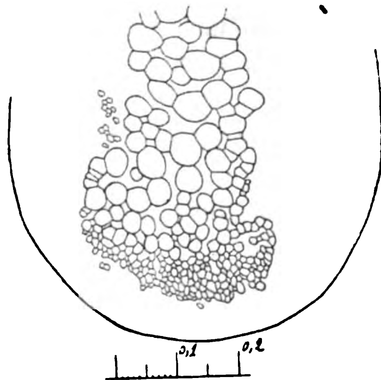


Fig. 18. — Partie supérieure d'un des deux faisceaux pétiolaires principaux de l'*Aspidium coadunatum* (coupe transversale).

encore, on arrive à avoir une forme rectangulaire, comme dans l'espèce en question.

Le prolongement interne, chez l'*Aspidium coadunatum*, s'insère à une certaine distance du sommet de la partie ligneuse ; il est constitué par une masse courte de très petits vaisseaux,

terminée en pointe; ces vaisseaux sont semblables à ceux que l'on trouve chez le *Nephrodium macrophyllum* et chez l'*Aspidium Forsteri*; en outre, le prolongement ainsi décrit s'écarte davantage du reste du bois qu'il ne le fait chez ces deux dernières espèces.

Ainsi, chez toutes ces *Aspidinées*, on trouve une structure analogue dans la racine, et, dans le pétiole, on trouve un même plan d'organisation, caractérisé par ce fait que le bois des deux faisceaux principaux y est toujours constitué par une masse fondamentale, émettant à sa partie supérieure un prolongement tourné du côté interne. Cela rappelle assez le *Blechnum brasiliense*, mais le prolongement est beaucoup plus développé chez cette dernière espèce. D'ailleurs, M. Parmentier signale chez l'*Aspidium remotum* Al. Braun, à la partie supérieure du bois, dans les deux faisceaux pétiolaires principaux, un appendice très réduit, qui, s'il était bien développé, donnerait à l'ensemble une forme d'« hippocampe ». Comme je l'ai dit précédemment, il existe quelque chose d'analogue chez le *Blechnum brasiliense*. Chez l'*Aspidium Forsteri*, il existe encore, à la même place, deux ou trois petits vaisseaux, qui semblent avoir la même signification. Si l'on se rappelle en outre que la racine des *Blechnum* et celle des *Aspidinées* en question ont une structure analogue, on peut dire que ces deux groupes de Fougères ont des affinités entre eux, quoiqu'on puisse les distinguer aisément à l'aide de l'examen anatomique de leur pétiole.

En tenant compte des faits qui précèdent, on peut classer cette première série d'*Aspidinées* de la façon suivante :

1°	*Aspidium angulare.* *Nephrodium Filix-Mas.* *N. spinulosum.* *N. cristatum.* *N. æmulum.* *N. rigidum.*
2°	*N. macrophyllum.*
3°	*Aspidium Forsteri.*
4°	*Aspidium coadunatum.*

Quant à la deuxième série, qui comprend les *Nephrodium Thelypteris*, *molle*, et l'*Aspidium umbrosum*, elle se distingue de

la précédente en ce que la racine y est dépourvue de gaine scléreuse, et en ce que le pétiole n'y contient que deux faisceaux, dont le bois est en forme d'« hippocampe ».

Considérons d'abord le *N. Thelypteris*. Sa racine, comme le fait observer M. Van Tieghem (1), possède dans son écorce de larges cellules, et les deux faisceaux ligneux y sont réduits à quelques petits vaisseaux, ordonnés suivant un arc, qui est situé au dos d'un autre vaisseau, beaucoup plus gros que les premiers. Ces deux gros vaisseaux ne se touchent jamais au centre, où ils sont séparés l'un de l'autre par quelques cellules de parenchyme rappelant un tissu médullaire (fig. 19). J'ai toujours constaté aussi cette particularité. De plus, l'écorce est

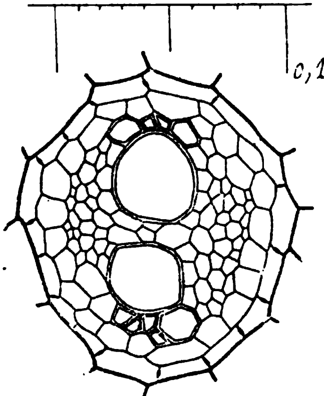


Fig. 19. — Cylindre central de la racine du *Nephrodium Thelypteris* (coupe transversale).

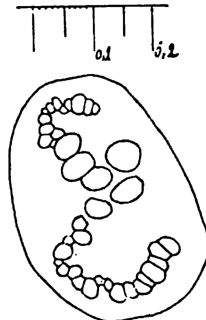


Fig. 20. — Un des deux faisceaux pétiolaires du *Nephrodium Thelypteris* (coupe transversale).

limitée extérieurement, en dessous de l'épiblème, par une ou deux assises de cellules plus petites que les autres, et à parois plus épaissies. Quant au bois des faisceaux pétiolaires (fig. 20), il est assez court et ne comprend qu'une épaisseur de vaisseaux ; dans sa région médiane, toutefois, il s'adjoint du côté interne quelques gros vaisseaux peu nombreux. C'est, comme toujours, l'extrémité supérieure qui est la plus développée. Cette organisation est donc très simple. Ces faisceaux sont généralement entourés par une assise de cellules à parois internes sclérifiées,

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

et constituant une « Stützscheide », comme dans la série précédente.

Cette assise manque absolument chez le *Nephrodium molle* et chez l'*Aspidium umbrosum*. Dans la racine du *N. molle*, on trouve d'abord, après l'épiblème, deux ou trois assises de cellules à parois minces, puis deux ou trois autres assises, et quelquefois davantage, dans lesquelles les membranes sont bien plus épaissies que celles du reste de l'écorce, mais non sclérifiées ; en un mot, on a une zone d'épaississements i tracorticale (fig. 21). Quant aux faisceaux du pétiole, leur bois est plus allongé et plus épais que chez le *N. Thelypteris* ; (fig. 22) la région centrale de ce bois est aussi très allongée. Son extré-

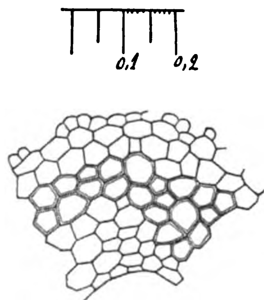


Fig. 21. — Écorce de la racine du *Nephrodium molle* (coupe transversale).

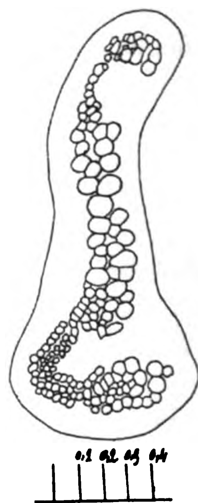


Fig. 22. — Un des deux faisceaux pétiolaires du *Nephrodium molle* (coupe transversale).

mité inférieure, massive et très courte, se relie à la région centrale par une ligne de petits vaisseaux ; quant à son extrémité supérieure, elle est presque rectiligne, et, comme toujours, plus importante que l'autre extrémité ; de plus, elle se renfle vers le bout.

Enfin, chez l'*Aspidium umbrosum*, l'écorce de la racine possède encore une zone d'épaississements, mais cette zone, au lieu d'être intracorticale, est située directement au-dessous de l'épiblème. Elle comprend trois ou quatre assises de cellules, en dedans desquelles on ne rencontre que des éléments à parois minces. Les deux amas ligneux du pétiole sont encore

très allongés (fig. 23) ; leur partie centrale est plus renflée que dans l'espèce précédente, et leur extrémité inférieure est beaucoup plus développée. Cette extrémité se relie directement à la partie centrale, sans l'intermédiaire d'une ligne de petits vaisseaux. L'extrémité supérieure, qui est encore la plus importante, est plus allongée que chez le *N. molle*, et est très recourbée vers l'intérieur ; de plus, elle se termine par un renflement.

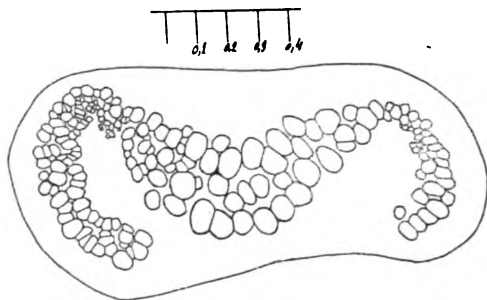


Fig. 23. — Un des deux faisceaux pétiolaires de l'*Aspidium umbrosum* (coupe transversale).

Ainsi, les espèces d'*Aspidinées* que je viens de passer en revue se groupent en deux sections principales, au point de vue anatomique ; l'une de ces sections comprend toutes les espèces françaises en question, sauf le *N. Thelypteris*, et, en outre, le *N. macrophyllum* et les *A. Forsteri* et *coadunatum* ; l'autre comprend les *N. Thelypteris* et *molle*, et l'*A. umbrosum.*

MM. Colomb et Parmentier ont fait remarquer avec raison que, par la forme du bois de leurs faisceaux pétiolaires, les *N. Thelypteris* et *Oreopteris* se distinguent des autres *Aspidinées* françaises, (1), et ils ont proposé de placer ces deux espèces dans un genre à part, le genrè *Hemestheum*, comme l'avait déjà fait Newmann, à cause de leurs caractères morphologiques. Mais, ils n'ont pas recherché s'il existait des différences de structure entre les racines du *Nephrodium Thelypteris* et celles des *Aspidium Filix-Mas*, *spinulosum*, etc. ; on a vu précédemment, dans mon exposé, qu'il en existe de profondes. Leurs conclusions sont donc incomplètes, d'autant plus qu'ils considèrent les *N. Thelypteris* et *Oreopteris* comme des exceptions parmi les *Aspidiées*, au point de vue anatomique ; tandis que, comme je l'ai montré, il existe parmi les *Aspidiées*

(1) Colomb, Parmentier, *loc. cit.*

exotiques des espèces qui ont une structure analogue, telles que le *N. molle* et l'*A. umbrosum*. Il est donc inutile de chercher pour ce groupe d'espèces un terme générique spécial, puisqu'il leur en a déjà été attribué d'autres, plus anciens que le terme *Hemestheum*, tels que celui de *Nephrodium*, par exemple.

On peut résumer les considérations précédentes dans les trois tableaux suivants qui indiquent : l'un, la classification à laquelle conduisent les données de l'anatomie ; l'autre, celle de Hooker et Baker ; le dernier enfin, celle de Diels.

Classification anatomique.	Classification de Hooker et Baker.	Classification de Diels.
1° *A. angulare.*	1° *A. angulare.*	1° *A. macrophyllum.*
A. Filix-Mas.	2° *N. Thelypteris.*	2° *Polystichum angulare.*
A. spinulosum.	*N. Filix-Mas.*	3° *Nephrodium.* *N. Thelypteris.*
A. cristatum.	*N. cristatum.*	*N. Filix-Mas.*
A. æmulum.	*N. rigidum.*	*N. spinulosum.*
A. rigidum.	*N. spinulosum.*	*N. cristatum.*
A. macrophyllum.	*N. æmulum.*	*N. rigidum.*
A. Forsteri.	3° *N. molle.*	*N. æmulum.*
A. coadunatum.	4° *N. macrophyllum.*	*N. molle.*
2° *N. Thelypteris.*		
N. molle.		
N. umbrosum (=*Aspidium umbrosum* Sw.).		

Hooker et Baker, ainsi que Diels, attribuent donc au *N. molle* une place à part, mais ils rangent le *N. Thelypteris* à côté du *N. Filix-Mas*. Il convient de séparer ces deux dernières espèces, et de placer le *N. Thelypteris* à côté du *N. molle*.

Quant aux *N. Filix-Mas*, *spinulosum*, *cristatum*, *æmulum*, *rigidum*, on doit les grouper ensemble et placer à côté d'eux l'*A. angulare*, que Hooker et Baker mettent dans le genre *Aspidium*, et Diels, dans le genre *Polystichum*, ainsi que le *N. macrophyllum*, placé par Diels dans le genre *Aspidium* et par Hooker et Baker dans la section *Sagenia* du genre *Nephrodium*.

D'après ce qui précède, on peut donner aux espèces de la première série que j'ai établie le nom générique d'*Aspidium*, et aux autres, celui de *Nephrodium*, pour prévenir toute équivoque.

Genre Phegopteris.

Avant d'étudier un autre groupe de Fougères, je vais passer en revue quelques espèces du genre *Phegopteris*, car beaucoup d'auteurs placent ce genre parmi les *Aspidiées*. C'est ainsi que le *Phegopteris calcarea* Fée, par exemple, a porté les noms suivants : *Lastrea calcarea* Bory, *Lastrea Robertiana* Newm., *Nephrodium Robertianum* Prantl; que le *Ph. Dryopteris* Fée a été appelé : *Lastrea Dryopteris* Bory, *Nephrodium Dryopteris* Mich., *Polystichum Dryopteris* Roth; et le *Ph. polypodioides* Fée : *Nephrodium Phegopteris* Prantl, *Lastrea Phegopteris* Bory, *Polystichum Phegopteris* Roth.

Diels confond les genres *Nephrodium* et *Phegopteris*; ainsi, il substitue aux termes de *Ph. polypodioides* et *Dryopteris*, ceux de *Nephrodium Phegopteris* Prantl et *N. Dryopteris* Mich.; et il place ces deux espèces dans la section *Lastrea* de son genre *Nephrodium* parce qu'elles possèdent des nervures libres.

Hooker et Baker n'admettent pas non plus le genre *Phegopteris*, mais c'est avec le genre *Polypodium* qu'ils le confondent, parce que les sores y sont dépourvus d'indusium, comme chez les vrais Polypodes. Ces auteurs placent les *Ph. polypodioides* et *Dryopteris* dans la section *Euphegopteris* de leur genre *Polypodium*, à cause de leurs nervures libres; et ils les mettent dans deux groupes différents, suivant que les pennes y sont découpées en lobes indivis ou que ces lobes sont eux-mêmes lobulés.

Les *Phegopteris* se distinguent des *Polypodium* en ce que leurs nervures ne sont pas terminées en massues et atteignent toutes le bord du limbe.

Au point de vue anatomique, ils s'en distinguent profondément, comme on pourra en juger ultérieurement.

Si l'on considère le *Ph. calcarea*, par exemple, on constate que sa racine est dépourvue de gaine scléreuse, mais que les deux ou trois assises de cellules qui sont situées au-dessous de l'épiblème ont leurs parois plus épaissies que celles du reste de l'écorce. La racine est ainsi entourée par une zone d'épaississements. Mais les cellules situées directement au-dessous de

l'épiblème sont surtout épaissies suivant leurs parois internes; suivant leurs parois radiales, elles le sont de moins en moins, quand on va de l'intérieur vers l'extérieur; et suivant leurs parois externes, elles ne le sont pas du tout. Tandis que, chez le *Nephrodium Thelypteris* et chez l'*Aspidium umbrosum*, par exemple, les parois de l'assise sous-épiblémique sont toutes également épaissies. On a ainsi, en coupe transversale, des épaississements en U, dont la convexité est tournée vers l'intérieur. La racine du *Ph. calcarea* est donc limitée, en dessous de l'épiblème, par une ligne circulaire bien plus mince que les deux ou trois qui viennent ensuite.

Je n'ai pu examiner la racine des *Ph. Dryopteris* et *polypodioides*.

Chez le *Ph. calcarea*, autour des faisceaux du pétiole, Thomæ signale une gaine protectrice (1) (« Stützscheide »); cette gaine se compose d'une assise de cellules sclérifiées uniquement suivant leurs parois internes, comme chez les espèces appartenant à la première série d'*Aspidinées* que j'ai établie plus haut. En outre, la forme du bois de ces deux faisceaux rappelle celle que l'on trouve chez le *Blechnum occidentale*, mais l'extrémité inférieure de ce bois est très nette, quoique rudimentaire (fig. 24); tandis qu'elle est nulle chez le *Blechnum occidentale*. Cette extrémité est constituée par quelques petits vaisseaux et se dégage nettement de la partie principale de l' « hippocampe », mais elle est très réduite et trop courte pour pouvoir se recourber vers l'intérieur, comme le fait l'extrémité supérieure.

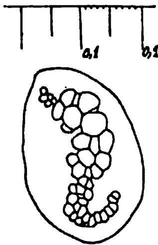


Fig. 24. — Faisceau pétiolaire du *Phegopteris calcarea* (coupe transversale).

Celle-ci est constituée par une ligne de vaisseaux plus gros que ceux de l'extrémité inférieure, mais plus petits que ceux de la région principale. On a donc bien là une forme d' « hippocampe » à extrémité inférieure très réduite. On a d'ailleurs pu constater jusqu'ici que cette extrémité est toujours la moins développée; c'est pourquoi, quand il y a réduction ou sup-

(1) Thomæ, *loc. cit.*

pression d'une des extrémités, c'est elle qui est affectée.

J'ai rencontré la même structure dans un fragment de pétiole desséché du *Ph. Dryopteris*. D'ailleurs, les *Ph. calcarea* et *Dryopteris* sont confondus en une seule espèce par beaucoup d'auteurs, qui, à l'exemple de Gray, considèrent le *Ph. calcarea* comme une variété du *Ph. Dryopteris*. C'est ainsi que M. Parmentier en fait une race calcicole de cette dernière espèce. Ces deux plantes ne présentent en effet entre elles, au point de vue morphologique, que de faibles différences, qui tiennent principalement à la présence de glandes sur le pétiole et le limbe du *Ph. calcarea*, contrairement à ce qui a lieu chez le *Ph. Dryopteris*.

J'ai examiné également un fragment de pétiole du *Ph. polypodioides*, pris sur un échantillon d'herbier. Je n'y ai pas vu de gaine protectrice autour des faisceaux. Ceux-ci ont un bois en forme d' « hippocampe » allongé, à extrémité inférieure bien développée. La partie centrale de cet « hippocampe » ne comprend qu'une seule épaisseur de vaisseaux; ces vaisseaux sont bien plus gros que ceux des extrémités; c'est vers le milieu de la région centrale qu'ils sont le plus larges. Les extrémités comprennent, par endroits, deux épaisseurs de vaisseaux, et sont assez courtes (fig. 25). Cette forme est donc différente de celle que l'on trouve chez les *Ph. calcarea* et *Dryopteris*. D'ailleurs, Diels, ainsi que Hooker et Baker, placent les *Ph. Dryopteris* et *polypodioides* dans deux groupes distincts.



Fig. 25. — Un des faisceaux pétiolaires du *Phegopteris polypodioides* (coupe transversale).

Comme on le verra plus loin, les *Phegopteris* diffèrent essentiellement des *Polypodium* par leur structure, et il convient de les en séparer, contrairement à ce qu'ont fait Hooker et Baker.

Par la constitution de leur racine, et par celle de leur pétiole, ils se rapprochent des *Aspidinées* de la seconde série. D'ailleurs, Milde et Luerssen les ont placés à côté de leur genre *Aspidium*. Dans la classification de Diels, ils font partie du genre *Nephrodium*; et Christensen les place dans son genre *Dryopteris*,

avec les *Nephrodium*. Mais, comme je l'ai montré plus haut, il est nécessaire de faire une coupure dans le genre *Nephrodium*, dont une partie des espèces s'éloignent par conséquent des *Phegopteris*. Toutefois, si l'on prend le terme *Nephrodium* dans le sens restreint que je lui ai donné, on peut dire que les *Phegopteris* se rapprochent du genre *Nephrodium*, au point de vue anatomique. C'est donc à côté de ce dernier genre qu'il convient de les placer, en raison de leur structure, c'est-à-dire dans la deuxième série d'*Aspidinées* que j'ai établie précédemment.

TRIBU DES POLYPODIÉES

Je me propose maintenant d'examiner quelques espèces appartenant à la tribu des *Polypodiées*, caractérisée par ce que les sores y sont dépourvus d'indusium et par ce que le pétiole y est articulé avec le rhizome. Ces espèces, au nombre de quatre, appartiennent toutes au genre *Polypodium* L. qui fait partie de la sous-tribu des *Polypodinées*, à cause de ses sores arrondis et développés sur des nervures particulières, tandis que les sores sont linéaires dans la sous-tribu des *Tænitidinées*. Ces quatre *Polypodium* sont les *P. vulgare* L., *aureum* L., *Phyllitidis* L. et *irioides* Lam.

Le premier, qui est le seul Polypode français, est placé par Hooker et Baker dans leur section *Eupolypodium*, à cause de ses nervures libres ; le *P. aureum* est rangé dans leur section *Phlebodium*, car ses sores sont situés dans les aréoles formées par les nervures, généralement à raison d'un seul par aréole ; chaque sore est situé à la réunion des extrémités de deux nervures qui ne s'anastomosent pas avec les autres ; le *P. Phyllitidis* fait partie de la section *Campyloneuron*, parce que les mailles y sont constituées grâce à des nervures transversales non ramifiées, qui unissent les nervures primaires, issues de la nervure principale ; ces mailles contiennent généralement deux sores situés sur le trajet de deux petites nervures libres ; enfin, le *P. irioides* est mis dans la section *Phymatodes*, à cause de ses nervures primaires et secondaires qui sont nettement distinctes, comme chez le *P. Phyllitidis*, et qui émettent des ramifications constituant de nombreuses

petites aréoles; ces aréoles contiennent des sores, également nombreux et très petits.

Au point de vue anatomique, ces quatre Polypodes présentent entre eux de grandes analogies.

Comme l'a constaté M. Van Tieghem chez les *P. vulgare* et *irioides* (1), les éléments corticaux de leur racine, vus en coupe transversale, sont ordonnés assez régulièrement, à partir de la deuxième assise au-dessous de l'épiblème, à la fois suivant le rayon et suivant des cercles concentriques (fig. 26). De plus, dans ces racines, le cylindre central est entouré par une gaine scléreuse, dont les éléments ont leurs parois toutes également épaissies, mais qui présente un aspect très particulier: la lumière de chacune des cellules qui la constituent est, en effet, extrêmement étroite et très allongée tangentiellement, comme les cellules elles-mêmes, d'ailleurs. Cela concorde évidemment avec le fait que les éléments corticaux sont ordonnés dans le sens radial et dans le sens tangentiel. On ne rencontre cet aspect dans aucun autre groupe de Fougères, et l'on peut dire qu'il est caractéristique du genre *Polypodium*.

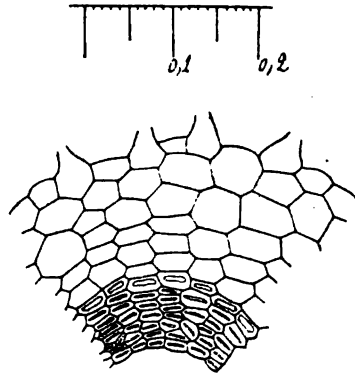


Fig. 26. — Écorce de la racine du *Polypodium vulgare* (coupe transversale).

Quant au pétiole, il possède deux faisceaux principaux situés du côté supérieur (« Oberstränge »), et un plus ou moins grand nombre d'autres, moins gros et situés du côté inférieur (« Unterstränge »), comme chez les *Blechnum* et les *Aspidinées* de la première série. Comme chez ces dernières, tous les faisceaux sont entourés par une assise de cellules sclérifiées uniquement suivant leur paroi interne (« Stützscheide »). Le bois des deux principaux de ces faisceaux affecte sensiblement la forme d'un triangle rectangle dont l'angle droit serait tourné vers l'intérieur

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

du pétiole, et la plus longue pointe, dirigée du côté supérieur et recourbée vers l'extérieur.

Chez le *P. vulgare*, j'ai trouvé un seul petit faisceau ; toutefois, M. Parmentier en a rencontré deux dans les échantillons qu'il a examinés (1). Le bois des deux gros faisceaux est assez court, et arrondi à sa base (fig. 27) ; c'est au sommet supérieur que ses éléments sont le plus petits ; il en est d'ailleurs de même chez les autres Polypodes. Ce bois rappelle assez bien, dans son ensemble, une cornue, dont le col, plus long que chez les *Aspidinées* de la première série, serait tourné vers l'extérieur, au lieu de l'être vers l'intérieur.

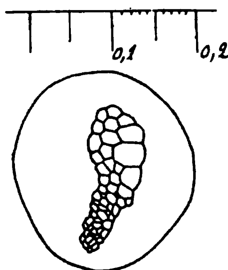


Fig. 27. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Polypodium vulgare* (coupe transversale).

Après la réunion des deux gros faisceaux, leurs parties ligneuses prennent contact par leurs extrémités inférieures, c'est-à-dire, en quelque sorte, par le plus petit côté de l'angle droit, et le nouvel ensemble de vaisseaux obtenu affecte sensiblement la forme d'un T, dont la partie verticale serait très réduite par rapport à la partie horizontale.

M. Colomb, qui considère les *Phegopteris calcarea*, *Dryopteris* et *polypodioides* comme faisant partie du genre *Polypodium*, dit que le *P. vulgare* occupe une place à part parmi les autres espèces françaises du même genre, à cause de la forme du bois de ses deux plus gros faisceaux, qui n'est pas celle d'un « hippocampe » ; et il le rapproche des *Aspidiées* françaises, autres que les *N. Thelypteris* et *Oreopteris*, principalement parce qu'il a plus de deux faisceaux dans son pétiole (2). Mais la forme du bois dans les deux principaux de ses faisceaux pétiolaires l'éloigne complètement des *Aspidiées* ; et, en outre, la racine de ces dernières ne saurait être confondue avec celle des *Polypodium*.

Chez le *P. aureum*, le pétiole possède de nombreux petits faisceaux ; à sa base, j'en ai généralement compté plus de onze. Le bois de ses deux gros faisceaux est plus important que chez

(1) Parmentier, *loc. cit.*
(2) Colomb, *loc. cit.*

le *P. vulgare*, et la base de ce bois est presque plane, au lieu d'être arrondie, comme dans cette dernière espèce (fig. 28).

Après la réunion de ces deux gros faisceaux, leurs parties ligneuses prennent contact un peu avant leurs extrémités inférieures, et l'on obtient ainsi un amas vasculaire en forme d'X très large, dont les branches inférieures sont beaucoup plus courtes que les supérieures, et où les deux amas vasculaires initiaux semblent reliés par une plaque transversale (« Querband »). Au point de vue morphologique, c'est le *P. aureum* qui, parmi les quatre espèces que je suis en train d'étudier, se rapproche le plus du *P. vulgare*, malgré sa taille beaucoup plus grande, à cause du mode de division de ses frondes. D'ailleurs, il existe entre ces deux plantes un hybride, que Farmer a décrit sous le nom de *P. Schneideri* (= *P. aureum* × *P. vulgare var. elegantissimum*), et qui possède, au point de vue anatomique, comme au point de vue morphologique, des caractères intermédiaires entre ceux de ses deux parents (1).

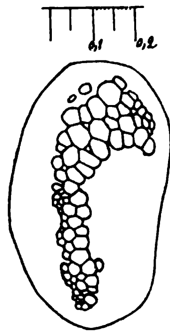


Fig. 28. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Polypodium aureum* (coupe transversale).

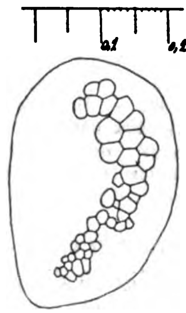


Fig. 29. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Polypodium Phyllitidis* (coupe transversale).

Dans le pétiole du *P. Phyllitidis*, il y a moins de petits faisceaux que chez le *P. aureum*, mais il y en a davantage que chez le *P. vulgare*; j'en ai compté quatre à la base. Le bois des deux gros faisceaux est étroit et moins important que chez le *P. aureum*, et l'angle droit y est aussi bien moins net (fig. 29). La réunion de ces deux parties ligneuses se fait comme chez le *P. vulgare*.

Chez le *P. irioides*, j'ai trouvé huit petits faisceaux à la base du pétiole. D'ailleurs, Thomæ en a rencontré tantôt sept, tantôt huit, suivant les échantillons auxquels il a eu affaire (2).

(1) Farmer, *loc. cit.*
(2) Thomæ, *loc. cit.*

Les amas ligneux des deux gros faisceaux ressemblent à ceux qui existent chez le *P. Phyllitidis* (fig. 30), et ils se réunissent comme chez ce dernier, mais la barre verticale du T obtenu par leur réunion est plus longue que chez le *P. Phyllitidis*. En outre, l'épiderme du pétiole n'est pas sclérifié, contrairement à ce qui a lieu chez les trois espèces précédentes (1). De plus, la gaine scléreuse située au-dessous de cet épiderme se continue dans la grosse nervure centrale de chaque feuille, au contact du limbe, de façon à contourner complètement cette nervure ; il en est de même chez le *P. aureum*, dans chaque penne, tandis que chez le *P. Phyllitidis*, la surface de la nervure centrale n'est sclérifiée que dans ses parties libres, et non aux endroits où s'insère le limbe.

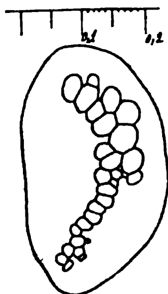


Fig. 30. — Un des deux faisceaux pétiolaires principaux du *Polypodium irioides* (coupe transversale).

Ainsi, le genre *Polypodium* se distingue profondément du genre *Phegopteris*. Il présente une grande homogénéité de structure dans sa racine et dans son pétiole, et cette structure est bien caractéristique. Les quatre espèces que je viens d'étudier présentent toutefois, dans l'organisation de leurs pétioles, des différences qui permettent de les distinguer; cela concorde avec la classification de Hooker et Baker, qui placent ces espèces dans quatre sections différentes du genre *Polypodium*.

TRIBU DES PTÉRIDÉES

Je vais maintenant passer en revue un certain nombre de genres, appartenant à la tribu des *Ptéridées*, qui est caractérisée par des sores allongés, marginaux ou situés à l'extrémité des nervures, et généralement recouverts par le bord recourbé du limbe.

Genre Pteris.

J'examinerai d'abord trois espèces de *Pteris*. Le genre *Pteris*

(1) Thomæ, *loc. cit.*

fait partie de la sous-tribu des *Ptéridinées*, qui est caractérisée par ses sores situés suivant une ligne intramarginale réunissant les extrémités des nervures.

Hooker et Baker placent les trois espèces en question dans la section *Eupteris* du genre *Pteris*, à cause de leurs nervures libres et de leur indusium simple ; de plus, dans leur classification, l'une de ces espèces, le *P. longifolia* L., fait partie du groupe dit « *Integrifoliæ* », à cause de ses pennes inférieures indivises ; et les deux autres, qui sont les *P. cretica* L. et *serrulata* L., font partie du groupe « *Furcatæ* », parce que leurs segments inférieurs ne sont pas simples, contrairement aux segments supérieurs.

Le *P. cretica*, seul, croît en France, aux environs de Nice et en Corse. Le *P. longifolia* est une Fougère européenne, que l'on rencontre notamment en Espagne, en Dalmatie et en Sicile, mais pas en France. Le *P. serrulata*, enfin, est une plante tout à fait étrangère à nos pays ; il croît en Chine et au Japon.

Ces trois *Pteris* possèdent, autour du cylindre central de leur racine, une gaine scléreuse dont les éléments ont leurs parois toutes également épaissies. Cette gaine est analogue à celle que possèdent les *Blechnum* et les *Aspidinées* de la première série.

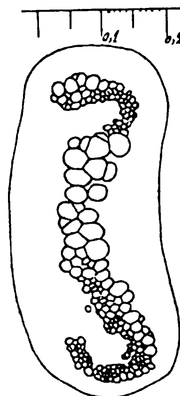


Fig. 31. — Un des faisceaux pétiolaires du *Pteris cretica* (coupe transversale).

Quant au pétiole, il n'a pas la même structure chez les trois *Pteris* en question. Chez le *P. cretica*, par exemple, il possède deux faisceaux, dont le bois est en forme d' « hippocampe » (fig. 31). La région centrale de cet « hippocampe » n'est pas renflée en son milieu, et son épaisseur est à peu près constante suivant toute son étendue ; sa forme est donc à peu près rectangulaire ; de plus, elle comprend environ deux épaisseurs de gros vaisseaux. L'extrémité inférieure est recourbée vers l'intérieur, à son origine, presque à angle droit, mais elle ne se recourbe plus ensuite ; en coupe transversale, elle est presque rectiligne, et dirigée à peu près perpendiculairement au

grand axe du faisceau. Elle est reliée à la région centrale du bois par des vaisseaux très petits, et elle se termine par un renflement qui possède des vaisseaux plus gros que les précédents, surtout du côté inférieur. L'extrémité supérieure est plus longue que l'autre extrémité, et elle est très recourbée vers l'intérieur ; en outre, ses vaisseaux sont moins gros que ceux de l'extrémité inférieure.

Chez le *P. serrulata*, on a encore, dans le pétiole, deux faisceaux à bois en « hippocampe » (fig. 32), dont la région centrale est plus épaisse à sa partie inférieure qu'à sa partie supérieure ;

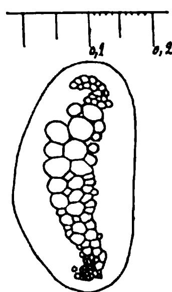


Fig. 32. — Un des faisceaux pétiolaires du *Pteris serrulata* (coupe transversale).

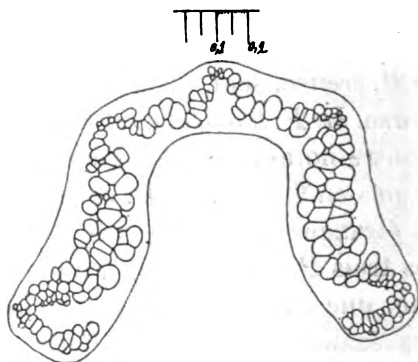


Fig. 33. — Faisceau pétiolaire du *Pteris longifolia* (coupe transversale).

tandis que, ordinairement, dans les faisceaux à bois en « hippocampe », c'est dans sa partie médiane que la région centrale est le plus épaisse. Les deux extrémités sont très courtes, mais néanmoins elles sont recourbées vers l'intérieur ; de plus, leurs vaisseaux sont très petits.

Chez le *P. longifolia*, je n'ai vu, à la base du pétiole, qu'un seul faisceau (fig. 33) ; d'ailleurs, ce n'est pas là un cas isolé, parmi les *Pteris*, puisqu'on sait, d'après Thomæ, qu'il en est de même chez les *P. tremula* et *flabellata* (1). Le bois de cet unique faisceau représente l'équivalent de deux « hippocampes » analogues aux précédents, mais réunis dès l'origine. Chaque branche latérale de cette sorte de pince ainsi obtenue a une région centrale renflée en son milieu. Son extrémité supérieure ne comprend

(1) Thomæ, *loc. cit.*

qu'une ou deux épaisseurs de vaisseaux, et est à peine recourbée vers la région centrale; les vaisseaux de cette extrémité sont assez grands, mais ils le sont moins que ceux de la région centrale. Les deux branches latérales du bois sont réunies par leurs extrémités inférieures, grâce à une bande transversale (« Querband ») qui n'est pas plane ; de chaque côté, cette bande se réunit aux branches latérales par quelques petits vaisseaux ; elle comprend ensuite des vaisseaux beaucoup plus gros et s'incurve du côté externe, dans sa partie médiane ; au centre de la courbure ainsi obtenue, les vaisseaux sont très petits. Cette bande transversale ne possède qu'une épaisseur de vaisseaux dans toute son étendue.

Ainsi, les trois *Pteris* en question ont une structure analogue dans leur racine, mais ils diffèrent entre eux par la forme du bois de leur pétiole. Le *P. longifolia* diffère, à cet égard, davantage des deux autres que ces derniers ne diffèrent entre eux, et cela concorde avec la classification de Hooker et Baker qui, comme je l'ai dit plus haut, placent les trois espèces que je viens d'étudier dans deux groupes différents de leur section *Eupteris*, savoir : dans l'un, les *P. cretica* et *serrulata*, et dans l'autre, le *P. longifolia*.

Thomæ rattache la structure des *Pteris* à celle des *Hypolepis*, pour les raisons suivantes (1) : dans le pétiole du *P. vespertilionis*, on trouve deux faisceaux principaux, avec un bois en forme d'« hippocampe », qui sont situés du côté supérieur ; du côté inférieur, il y a quelques autres faisceaux, beaucoup plus petits, qui, d'après Thomæ, sont les équivalents de ceux que l'on rencontre à la même place, mais en plus grand nombre, chez l'*Hypolepis tenuifolia*. Si, maintenant, on fait abstraction des petits faisceaux, on arrive au cas des *P. cretica* et *serrulata*. Si l'on suppose enfin que les deux gros faisceaux qui restent soient réunis dès l'origine, on tombe dans le cas du *P. longifolia*, qui, à cet égard, rappelle encore un *Hypolepis*, l'*H. repens*.

(1) Thomæ, *loc. cit.*

Genre Pteridium.

Cela étant, je vais m'occuper du genre *Pteridium*, que Diels place également dans sa sous-tribu des *Ptéridinées*. Ce genre, cré par Gleditsch, a été longtemps confondu avec le genre *Pteris*, à cause de ses sores marginaux allongés; mais il s'en distingue par plusieurs caractères, principalement par la présence, dans chaque sore, de deux indusium, dont l'un, analogue à celui des *Pteris*, est constitué par le bord du limbe recourbé; l'autre, situé en dedans du premier, est constitué par une seule assise de cellules ; c'est entre ces deux membranes que sont situés les sporanges.

Le genre *Pteridium*, admis par la plupart des auteurs, notamment par Luerssen et Diels, ne comprend qu'une espèce, le *P. aquilinum* Kuhn, que Linné appelait *Pteris aquilina*.

Milde confond les genres *Pteris* et *Pteridium*. Il en est de même de Hooker et Baker, qui placent le *Pteris aquilina* dans la section *Pæsia* de leur genre *Pteris*, précisément à cause de son double indusium.

Au point de vue anatomique, le *Pteridium aquilinum* diffère beaucoup des vrais *Pteris*. Toutefois, sa racine, comme celle des *Pteris*, possède autour de son endoderme un anneau scléreux, à membranes toutes également épaissies.

Quant à la structure de son pétiole, elle est très complexe et diffère de celle que l'on remarque chez les *Pteris*. Dans cet organe, on sait que la partie externe de l'écorce est très fortement sclérifiée ; c'est pourquoi elle est si tranchante.

Sur une coupe transversale pratiquée à une certaine distance de la base du pétiole, on constate la présence de nombreux faisceaux arrangés sans ordre apparent, comme l'indique Thomæ (1). Ces faisceaux ont des formes très diverses; certains sont ovales et ont un bois, soit en ellipse plus ou moins régulière, soit en cordon recourbé à ses extrémités, soit aussi quelquefois en cercle. Ou bien ils sont très allongés, et certains d'entre eux, qui sont en contact, affectent une forme de fourche. Ils sont séparés les uns des autres par des bandes scléreuses, et, en

(1) Thomæ, *loc. cit.*

outre, chacun d'eux est généralement accompagné par une gaine protectrice. Toutefois, ils ne possèdent pas de gaine protectrice en face des bandes scléreuses qui les séparent ; ils n'en possèdent que suivant le reste de leur contour. Mais cette gaine entoure complètement les faisceaux qui ne sont pas situés aux environs immédiats d'une bande scléreuse. Les gaines protectrices (« Stützscheiden ») et les bandes scléreuses (« Stützbündel ») ont donc un rôle complémentaire, au point de vue de la protection des faisceaux.

A la base du pétiole, tout près de son insertion sur le rhizome, on rencontre une structure bien moins compliquée. Il existe, en effet, à cet endroit, un certain nombre de faisceaux dont l'ensemble est symétrique par rapport à un plan. Du côté supérieur, il y en a deux, qui sont les plus importants de tous et qui sont allongés parallèlement au plan de symétrie ; au sommet de chacun d'eux, du côté externe, il se trouve un autre faisceau qui est moins important, et qui s'étend perpendiculairement au plan de symétrie. A la partie inférieure des deux faisceaux principaux, il y a encore d'autres faisceaux, plus petits, qui sont ordonnés sensiblement suivant un arc parallèle à la surface du pétiole.

Entre les faisceaux que je viens de décrire, se trouvent des bandes scléreuses qui se rejoignent toutes, contrairement à ce qui se passe à un niveau plus élevé, et dont l'ensemble figure sur une coupe transversale une ligne deux fois ramifiée dichotomiquement. Du côté opposé à ces bandes scléreuses, les faisceaux possèdent encore une gaine protectrice.

L'ensemble ainsi formé présente donc un aspect très spécial. Cet aspect a, depuis longtemps, frappé les auteurs. Duval-Jouve l'a comparé à celui d'une « ancre » (1) ; plusieurs auteurs anglais y ont vu la forme d'un « arbre renversé » ; d'autres y ont vu celle d'un « aigle d'Autriche », à deux têtes, et aux ailes déployées. Newmann rapporte même un passage d'Érasme, datant de l'année 1551, où cette forme d'aigle était déjà signalée (2) ; et c'est bien plus tard seulement que Linné a créé pour la plante en question le nom de *Pteris aquilina*.

(1) Duval-Jouve, *loc. cit.*
(2) Newmann, *British ferns*, p. 98.

Par la structure de son pétiole, le *Pteridium aquilinum* diffère donc profondément des vrais *Pteris*, et il importe d'en faire le type d'un genre spécial.

Thomæ rattache cette structure à celle du pétiole des vrais *Pteris*, de la façon suivante (1) : il considère l'arc de petits faisceaux du *Pteridium aquilinum* comme équivalant aux petits faisceaux que l'on trouve à la même place chez le *Pteris vespertilionis* et aussi chez l'*Hypolepis tenuifolia*. Quant aux quatre faisceaux situés du côté supérieur, dans le pétiole du *Pteridium aquilinum*, il les considère comme les équivalents des deux faisceaux principaux du *Pteris vespertilionis* et de l'*Hypolepis tenuifolia*, supposés fragmentés.

Mais, ce qui distingue nettement le *Pteridium aquilinum* des vrais *Pteris*, c'est que la structure de son pétiole est beaucoup moins compliquée à la base de ce dernier qu'elle ne l'est à un niveau plus élevé.

On peut donc dire que, par la structure de sa racine, le *P. aquilinum* présente des affinités avec les *Pteris*, mais qu'il s'en éloigne profondément par la structure de son pétiole. Cela justifie l'opinion de ceux qui admettent le genre *Pteridium*. D'ailleurs, comme on le verra ultérieurement, la structure du rhizome justifie encore plus cette opinion.

Genre Adiantum.

J'arrive maintenant au genre *Adiantum*. Ce genre, créé par Linné, est caractérisé par ses nervures rayonnantes, qui atteignent le bord du limbe, sauf celles qui sont fructifères : ces dernières ne vont pas au delà des sores. Il rappelle le genre *Pteris*, à cause de ses sores recouverts par le bord replié du limbe.

Milde et Luerssen le placent dans leur groupe des *Polypodiées*, ainsi que le genre *Pteris* ; Diels en fait le type de sa sous-tribu des *Adiantinées*, caractérisée par la position des sores à l'extrémité des nervures; quelquefois, ces derniers empiètent aussi sur le parenchyme environnant, et, en tous cas, ils sont

(1) Thomæ, *loc. cit.*

recouverts par des fragments du bord du limbe, recourbés en dessous de ce dernier.

J'ai étudié quatre espèces d'*Adiantum*, que Hooker et Baker ont placées dans la section *Euadiantum* du genre *Adiantum*, parce que leurs nervures ne sont pas anastomosées entre elles, contrairement à ce qui a lieu chez les quelques espèces constituant la section *Hewardia*. De plus, Hooker et Baker rangent ces quatre espèces dans deux groupes distincts : dans l'un de ces groupes, ils mettent les *A. Capillus Veneris* L., *tenerum* Sw., *cuneatum* Langs et Fisch., à cause de leurs sores obversement réniformes; et dans l'autre, ils placent l'*A. macrophyllum* Sw., à cause de ses sores situés suivant une ligne marginale continue, ou à peu près.

Au point de vue anatomique, ces *Adiantum* présentent entre eux des différences que je vais signaler.

Considérons d'abord l'*A. Capillus Veneris*, qui est le seul *Adiantum* croissant spontanément en France. L'endoderme de sa racine est entouré par une assise de cellules, sensiblement isodiamétriques, arrondies du côté externe, et beaucoup plus grandes que celles du reste de l'écorce. Certains de ces éléments sont séparés de l'endoderme par une autre cellule plus aplatie, mais aussi large dans le sens tangentiel. Cette assise de grandes cellules, ainsi que les trois ou quatre autres qui viennent ensuite, du côté externe, ont leurs membranes un peu plus épaissies que celles des autres cellules corticales, mais non sclérifiées. M. Van Tieghem a décrit l'organisation de la racine de l'*A. Capillus Veneris*, qu'il désigne à l'aide du terme synonyme d'*A. Moritzianum* Linck (1). Il y a signalé, ainsi que de Bary (2), un cylindre central hexagonal, limité par six larges cellules semblables à celles que je viens de décrire. J'ai rencontré cette structure dans les radicelles, et aussi dans la partie la plus jeune des racines. Mais à la base de ces dernières, la forme hexagonale du cylindre central n'existe plus, et l'endoderme est entouré par environ deux fois plus de cellules qu'au sommet. Cette forme hexagonale est un reste de celle

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*
(2) De Bary, *loc. cit.*

qui existait au début du développement, alors que le cylindre central était, comme on sait, constitué par six secteurs, et figurait en effet un hexagone, en coupe transversale (1).

Quant au pétiole de l'*A. Capillus Veneris*, la partie ligneuse de ses deux faisceaux est en forme de croissant, convexe du côté interne, et dépourvu de crochets à ses extrémités (fig. 34). Ce croissant ne comprend que deux ou trois épaisseurs de vaisseaux au centre. Après la réunion des deux faisceaux, leurs parties ligneuses prennent contact par leurs extrémités inférieures, et l'ensemble qu'elles constituent ainsi a la forme d'un V, à branches légèrement concaves du côté externe.

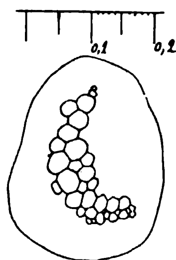


Fig. 34. — Un des faisceaux pétiolaires de l'*Adiantum Capillus Veneris* (coupe transversale).

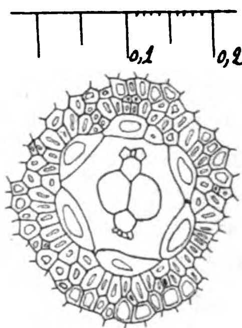


Fig. 35. — Partie interne de la racine de l'*Adiantum cuneatum* (coupe transversale).

Chez l'*A. cuneatum*, le cylindre central de la racine a une forme nettement hexagonale et est limité, en dehors de l'endoderme, par six cellules beaucoup plus grandes que les autres, et plus larges dans le sens tangentiel que dans le sens radial (fig. 35); toutefois, ces six cellules sont bien moins grandes que celles qui occupent la même place chez l'*A. Capillus Veneris*. Elles ont leurs parois sclérifiées, et leurs faces internes et latérales sont plus épaissies que leurs faces externes. Ainsi que l'indique Rumpf, à propos de l'*A. tenerum* (2), elles possèdent parfois sur leurs faces latérales un ou deux prolongements, grâce auxquels elles prennent contact; et, en outre, certaines d'entre elles sont quelquefois séparées par deux ou trois autres cel-

(1) G. Chauveaud, *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes* (Ann. Sc. nat., Bot., 8e série, t. XVIII, p. 266).

(2) Rumpf, *loc. cit.*

lules beaucoup plus petites. En dehors de cette assise, on en trouve deux ou trois autres, dont les éléments, beaucoup plus petits que ceux de la précédente, ont aussi leurs parois sclérifiées, mais toutes également épaissies. Ces éléments sont allongés dans le sens radial, surtout ceux qui sont les plus internes. Enfin, le plan de symétrie du bois coupe deux faces opposées du cylindre central en leur milieu.

Comme je l'ai dit à propos de l'*A. Capillus Veneris*, cette forme hexagonale du cylindre central rappelle celle des débuts du développement, alors que ce cylindre central était constitué par six secteurs unicellulaires. Les divisions ultérieures de ces secteurs, contrairement à ce qui se passe dans la plupart des cas, n'ont pas troublé la forme initiale. C'est là un caractère d'infériorité.

Le pétiole de l'*A. cuneatum* possède à sa base deux faisceaux, dont le bois a une forme rappelant un peu celle d'un « hippocampe », surtout dans sa partie inférieure ; la région centrale de ce bois comprend deux ou trois épaisseurs de vaisseaux. Son extrémité supérieure est un peu moins large et se termine en se recourbant très légèrement vers l'intérieur. Quant à l'autre extrémité, elle ne s'appuie pas à l'origine sur toute l'épaisseur de la région centrale, mais seulement sur la partie externe de cette épaisseur ; elle se recourbe du côté interne davantage que l'extrémité supérieure (fig. 36).

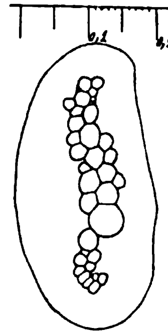


Fig. 36. — Un des faisceaux pétiolaires de l'*Adiantum cuneatum* (coupe transversale).

Les deux parties ligneuses des faisceaux se réunissent, à un certain niveau, par leurs extrémités inférieures, de façon à figurer une sorte de pince. Les deux branches latérales de cette pince sont reliées par une plaque transversale assez large (« Querband ») ; l'extrémité inférieure de chacune de ces branches est moins épaisse que sa partie centrale, comme cela a lieu dans les deux faisceaux initiaux ; quant à son extrémité supérieure, elle est encore un peu recourbée vers l'intérieur.

Chez l'*A. tenerum*, le cylindre central de la racine a la même

forme que chez l'*A. cuneatum*. Les six larges cellules qui le limitent ne sont pas sclérifiées du tout du côté externe ; l'épaississement de leurs autres parois est très accentué, et il affecte la forme d'un U, à convexité tournée vers l'intérieur (1). En dehors de ces six éléments, on a une ou deux assises de cellules qui sont aussi sclérifiées, mais dont les parois sont toutes également épaissies ; en outre, ces parois sont plus minces que chez l'*A. cuneatum* (fig. 37).

Je n'ai trouvé qu'un faisceau à la base du pétiole de

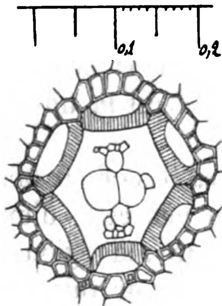


Fig. 37. — Partie interne de la racine de l'*Adiantum tenerum* (coupe transversale).

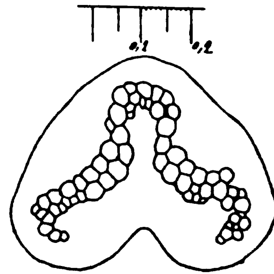


Fig. 38. — Faisceau pétiolaire de l'*Adiantum tenerum* (coupe transversale).

l'*A. tenerum*. Le bois de ce faisceau est en forme de pince très nette (fig. 38), et on y distingue deux « hippocampes » réunis par leurs extrémités inférieures, suivant un arc assez étroit. Ces extrémités inférieures sont, en effet, assez rapprochées ; de plus, elles sont sensiblement parallèles. La région centrale des deux branches de la pince n'est pas très large, mais elle l'est davantage que leurs extrémités ; j'y ai vu deux épaisseurs de vaisseaux. Les deux extrémités supérieures sont courtes et recourbées vers l'intérieur.

Chez l'*A. macrophyllum*, le cylindre central de la racine n'est plus hexagonal ; il est entouré, comme chez l'*A. Capillus Veneris*, par d'assez nombreuses cellules (fig. 39). Ces cellules sont bien moins larges que leurs correspondantes, chez les *A. cuneatum* et *tenerum* ; mais elles constituent encore une assise nettement distincte du reste de l'écorce. En outre, elles sont sclérifiées,

(1) Rumpf, *loc. cit.*

mais leurs parois internes sont beaucoup plus épaissies que les autres. L'anneau qu'elles constituent est entouré par deux ou trois autres assises de cellules bien moins larges que les précédentes, et allongées dans le sens radial ; ces cellules sont sclérifiées aussi, mais leurs parois sont toutes également épaissies.

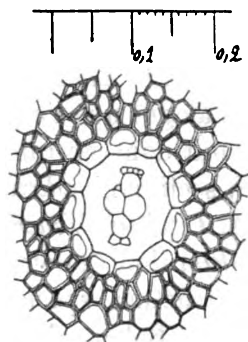


Fig. 39. — Partie interne de la racine de l'*Adiantum macrophyllum* (coupe transversale).

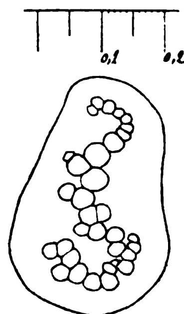


Fig. 40. — Un des faisceaux pétiolaires de l'*Adiantum macrophyllum* (coupe transversale).

Le pétiole de l'*A. macrophyllum* possède à sa base deux faisceaux, dont le bois est en forme d'« hippocampe » (fig. 40). La région centrale de cet hippocampe est à peine renflée au centre, et ses vaisseaux sont assez larges, surtout ceux qui sont situés du côté inférieur. Par endroits, on trouve deux épaisseurs de ces vaisseaux, et ailleurs on n'en trouve qu'une seule. Ceux de l'extrémité inférieure sont bien moins grands que les précédents, et il n'y en a qu'une épaisseur. Après s'être recourbée vers l'intérieur, l'extrémité inférieure se termine en ligne droite, sans se recourber à nouveau, contrairement à ce qui a lieu pour l'autre extrémité. Cette dernière est plus allongée que l'extrémité inférieure, et, en se recourbant, elle rejoint presque la partie supérieure de la région médiane du bois. Elle comprend, à certains endroits, une seule épaisseur de vaisseaux, et à d'autres, deux. Ces vaisseaux sont plus gros que ceux de l'extrémité inférieure.

Cette forme rappelle assez celle que l'on rencontre chez le *Nephrodium Thelypteris*, mais, chez ce dernier, la région centrale est plus renflée, et l'extrémité supérieure, plus allongée que chez l'*A. macrophyllum* ; en outre, l'extrémité supérieure se termine bien plus loin de la région centrale qu'elle ne le fait dans cette dernière espèce.

Ainsi, les quatre *Adiantum* en question se distinguent facilement les uns des autres par la structure de leur racine et aussi par celle de leur pétiole. Toutefois, il importe de remarquer qu'ils possèdent tous, autour de l'endoderme de la racine, une assise de cellules plus grandes que celles du reste de l'écorce. Les *A. cuneatum* et *tenerum* ont beaucoup d'affinités entre eux à cause de l'organisation analogue que l'on trouve dans leurs racines. Hooker et Baker ont donc eu raison de les placer dans un même groupe de leur section *Euadiantum*. Mais ils ont placé aussi dans ce groupe l'*A. Capillus Veneris*, qu'il convient d'en séparer. L'*A. macrophyllum* doit également occuper une place à part, en raison de sa structure spéciale. D'ailleurs, dans la classification de Hooker et Baker, il est mis, à cause de ses caractères morphologiques, dans un groupe différent de celui où sont placés les *A. cuneatum, tenerum* et *Capillus Veneris*.

Le genre *Adiantum*, qui est un des groupes de Fougères les plus homogènes, au point de vue morphologique, est donc très polymorphe, au point de vue anatomique.

Genre Nothochlaena.

Je vais maintenant examiner deux espèces appartenant au genre *Nothoclaena* R. Br. Ce genre est caractérisé principalement par ses sores dépourvus d'indusium et situés le long des nervures, à l'extrémité de ces dernières, et aussi par les écailles ou les poils qui recouvrent la face inférieure de son limbe. Il est représenté en France par les *N. Marantae* R. Br., et *vellea* Desv. Ce sont précisément là les espèces que j'ai étudiées ; chez le *N. Marantae*, la face inférieure du limbe est recouverte par des écailles rappelant celles des *Ceterach* ; d'ailleurs, ce *Nothoclaena* a été appelé *Ceterach Marantae* par de Candolle. Le *N. vellea* possède, au lieu d'écailles, des poils blanchâtres sur les deux faces du limbe, surtout sur la face inférieure.

Milde fusionne le genre *Nothoclaena* avec le genre *Gymnogramme*, dans lequel il place également le *Grammitis leptophylla;* mais, comme on le verra plus loin, il importe de séparer cette dernière espèce des *Nothoclaena*, au point de vue anatomique. Diels place le genre *Nothoclaena* dans sa sous-tribu des

Cheilanthinées, à cause de ses sores situés à l'extrémité des nervures. Hooker et Baker le placent dans leur tribu des *Grammitidées*, ainsi que le genre *Gymnogramme*, à cause de ses sores allongés, mais ils ne le confondent pas avec le genre *Gymnogramme*, comme le fait Milde. Ils le séparent des *Ptéridées*, parce que ses sores sont dépourvus d'indusium. En outre, ils placent les *N. vellea* et *Marantae* dans un même groupe de leur section *Eunothoclaena*, parce que les poils ou les écailles qui recouvrent la surface inférieure du limbe chez ces deux espèces sont très nombreux.

Ces deux *Nothoclaena* sont très faciles à distinguer l'un de l'autre, au point de vue morphologique ; au point de vue anatomique, ils présentent entre eux de sérieuses différences, surtout dans leurs racines.

Chez le *N. vellea*, l'endoderme de la racine est entouré par une assise de cellules sclérifiées, dont les parois internes sont fortement épaissies, alors que les autres parois le sont très peu (fig. 41). En outre, ces cellules sont plus larges dans le sens tangentiel que dans le sens radial. Ensuite, viennent une ou deux autres assises, dont les éléments ont leurs parois légèrement épaissies. Les cellules qui entourent l'endoderme rappellent donc celles qui occupent la même position chez l'*Adiantum macrophyllum*. A leur extérieur, on n'a pas, comme dans cette dernière espèce, de cellules allongées dans le sens du rayon, et simulant un tissu palissadique ; mais on a des cellules qui sont allongées tangentiellement. Il ne saurait donc y avoir de confusion à cet égard entre le *N. vellea* et l'*Adiantum macrophyllum*.

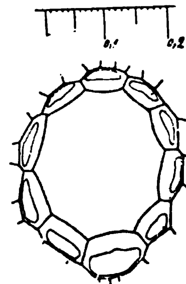


Fig. 41. — Assise de cellules entourant l'endoderme de la racine chez le *Nothoclaena vellea* (coupe transversale).

En outre, le pétiole du *N. vellea* ne possède qu'un faisceau à sa base (1), avec une partie ligneuse en forme de V, dont les branches ne sont pas rectilignes, mais convexes du côté interne, vers leur milieu ; c'est en cet endroit qu'elles sont le plus épaisses.

(1) Parmentier, *loc. cit.*

Jusqu'à leur convexité, elles sont proches l'une de l'autre, et ensuite, elles divergent considérablement. Elles se terminent en se recourbant très peu vers l'intérieur.

Chez le *N. Marantae*, la racine ne possède pas, autour de son endoderme, de cellules semblables à celles que j'ai signalées dans l'espèce précédente. Les éléments de son écorce sont assez allongés tangentiellement, et leurs parois sont légèrement épaissies, mais non sclérifiées. On rencontrera une structure analogue chez le *Woodsia hyperborea*.

Quant au pétiole, ainsi que l'indique M. Parmentier, il ne possède encore à sa base qu'un faisceau, avec une seule partie ligneuse, qui comprend deux branches latérales renflées en leur milieu et terminées, à leur partie supérieure, par un crochet tourné du côté interne ; ce crochet est renflé à son extrémité (1), contrairement à ce qui a lieu chez le *N. vellea*. A son origine, le faisceau est très aplati, perpendiculairement à son plan de symétrie, et les deux extrémités supérieures de sa partie vasculaire sont très écartées l'une de l'autre. Quant à ses deux branches latérales, elles sont réunies du côté inférieur par une plaque transversale (« Querband ») ; à leur intersection avec cette plaque, elles deviennent momentanément très étroites. A un certain niveau, elles rapprochent leurs extrémités supérieures, et la plaque transversale diminue de largeur.

Ainsi, le *N. Marantae*, qui, comme je l'ai dit plus haut, avait été appelé *Ceterach Marantae* par de Candolle, à cause des écailles de son limbe, se distingue profondément des *Ceterach* par sa structure. Il se distingue aussi du *N. vellea*, et ce fait est en discordance complète avec la classification de Hooker et Baker, qui placent les *N. Marantae* et *vellea* dans un même groupe de leur section *Eunothoclaena*. En outre, le genre *Nothoclaena*, d'après l'organisation de son pétiole, et d'après celle de la racine du *N. vellea*, rappelle assez les *Adiantum*.

(1) Parmentier, *loc. cit.*

Genre Cheilanthes.

Après cela, je vais examiner la seule espèce de *Cheilanthes* qui croisse en France, c'est-à-dire le *Cheilanthes odora* Sw.

Le genre *Cheilanthes*, créé par Swartz, est caractérisé par des sores arrondis, situés, comme chez les *Nothoclaena*, à l'extrémité des nervures, et recouverts par le bord recourbé du limbe. Si l'on fait abstraction de ce dernier caractère, on peut dire qu'il se rapproche beaucoup du genre *Nothoclaena*.

Diels place les genres *Cheilanthes* et *Nothoclaena* dans sa soustribu des *Cheilanthinées*. Hooker et Baker, tout en reconnaissant les affinités qui existent entre ces deux genres; les séparent l'un de l'autre, à cause de la présence d'un indusium chez les *Cheilanthes* et de l'absence d'un tel organe chez les *Nothoclaena*. Ils placent en effet le genre *Cheilanthes* dans leur tribu des *Ptéridées*, et le genre *Nothoclaena* dans celle des *Grammitidées*. De plus, le *Cheilanthes odora* fait partie de leur section *Eucheilanthes*, parce que les fragments du bord du limbe qui recouvrent ses sores sont moins distincts que dans la section *Adiantopsis* Fée, sans être toutefois confluents comme dans la section *Physapteris* Presl ; en outre, la face inférieure du limbe n'y est pas poudreuse, comme dans la section *Aleuritopteris* Fée.

Dans cette espèce, la racine est dépourvue de gaine scléreuse, et rappelle très bien celle du *N. Marantae*. De plus, comme l'a constaté Duval-Jouve, le pétiole ne possède qu'un faisceau à sa base (1). M. Parmentier rapporte (2) que, à son origine, ce faisceau possède deux amas ligneux distincts, en forme d'arcs terminés en pointe à leur extrémité supérieure et élargis à leur extrémité inférieure. Je n'ai pu observer sur le fragment de pétiole desséché dont je disposais que le faisceau après la réunion des deux arcs vasculaires initiaux. Après cette réunion, la partie ligneuse a une forme de pince très nette, à extrémités supérieures légèrement recourbées vers l'intérieur et terminées en pointes. En outre, la surface interne de la pince

(1) Duval-Jouve, *loc. cit.*
(2) Parmentier, *loc. cit.*

figure un arc continu et ne possède pas en son milieu de renfoncement dirigé du côté inférieur ; car les deux arcs ligneux de l'origine se sont réunis suivant toute leur partie élargie, de façon que leurs deux surfaces intérieures soient directement dans le prolongement l'une de l'autre. Toutefois, l'ensemble de vaisseaux ainsi obtenu possède en son milieu, du côté externe, un léger renflement.

Ainsi, le genre *Cheilanthes*, qui est considéré généralement comme très proche du genre *Nothoclaena*, a effectivement des affinités avec le *N. Marantae*, au point de vue anatomique, mais il s'éloigne du *N. vellea*, principalement par la structure de sa racine.

Genre Allosorus.

Je vais considérer maintenant l'*Allosorus crispus* Bernh. qui est la seule espèce d'*Allosorus* croissant en France.

Le genre *Allosorus*, créé par Bernhardi, est caractérisé par des sores assez larges, situés à l'extrémité des nervures, comme chez les *Nothoclaena* et les *Cheilanthes*, et recouverts par le bord replié du limbe ; ce bord ainsi recourbé s'avance presque jusqu'à la nervure médiane.

Hooker et Baker placent l'*Allosorus crispus* dans le genre *Cryptogramme* R. Br., dont il est le seul représentant, sous le nom de *C. crispa* R. Br., à cause de ses frondes dimorphes ; en outre, ce genre *Cryptogramme* fait partie de leur tribu des *Ptéridées*.

Chez l'*A. crispus*, dont j'ai examiné des fragments de racine et de pétiole desséchés, j'ai fait les constatations suivantes : La racine possède, autour de son endoderme, une gaine scléreuse, dont les cellules ont leurs parois toutes également épaissies, comme chez les *Pteris*, par exemple. D'ailleurs, la plante en question a été placée dans le genre *Pteris* par plusieurs auteurs, parce que le bord du limbe s'y recourbe sur les sores, comme chez les *Pteris* ; c'est ainsi qu'elle a été appelée *Pteris crispa* par Swartz et *P. Stelleri* par Gmelin.

Le pétiole ne possède qu'un faisceau à sa base (1). La partie

(1) Duval-Jouve, *loc. cit.*

ligneuse de ce faisceau est en forme de V (1) ; elle rappelle beaucoup celle que l'on trouve chez le *Nothoclaena vellea*, sauf que les extrémités libres de ses deux branches ne sont pas recourbées en crochets.

L'*Allosorus crispus* rappelle donc le genre *Nothoclaena* par la structure de son pétiole, mais il s'en sépare profondément par celle de sa racine, qui le rapproche plutôt des *Pteris*.

Genre Grammitis Sw.

La dernière espèce que je me propose d'examiner parmi les *Ptéridées* est indigène et se nomme *Grammitis leptophylla* Sw. Elle possède des sores allongés, dépourvus de membrane protectrice, et situés le long des nervures, à l'extrémité de ces dernières; ces sores sont presque parallèles au bord du limbe.

Hooker et Baker séparent le *G. leptophylla* des autres *Ptéridées*, parce que ses sores sont nus, et ils le placent, ainsi que le genre *Nothoclaena*, dans leur tribu des *Grammitidées*, sous le nom de *Gymnogramme leptophylla* Desv. En outre, dans leur classification, c'est de la section *Eugymnogramme* du genre *Gymnogramme* que la Fougère en question fait partie, à cause de ses nervures libres, et aussi parce que la surface inférieure du limbe n'y est pas poudreuse, comme dans la section *Ceropteris* Link.

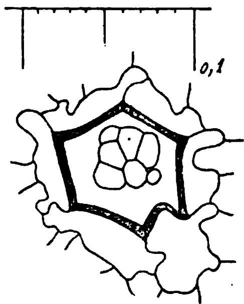


Fig. 42. — Partie interne de la racine du *Grammitis leptophylla* (coupe transversale).

La racine du *G. leptophylla*, d'un diamètre très faible, possède un cylindre central hexagonal, comme celle des *Adiantum cuneatum* et *tenerum* (fig. 42). Ce cylindre central est limité, en coupe transversale, par six grandes cellules, dont la paroi interne seulement est un peu épaissie. Toutes les autres membranes de l'écorce sont minces. Je n'ai pu juger avec une précision suffisante de la taille relative des cellules corticales, parce que l'échantillon d'herbier que j'ai

(1) Parmentier, *loc. cit.*

étudié était très écrasé. Cette racine se distingue donc principalement de celles des *Adiantum cuneatum* et *tenerum*, parce qu'elle ne possède pas de gaine scléreuse.

En tous cas, son organisation est rudimentaire et rappelle les premiers stades du développement, comme celle que l'on trouve chez les *Adiantum cuneatum* et *tenerum*. Cela n'est d'ailleurs pas surprenant, puisque cette Fougère est annuelle et que, par conséquent, elle met peu de temps à se constituer.

D'ailleurs, l'organisation de son pétiole est aussi très simple, car ce dernier, pour se développer, ne peut utiliser, comme dans les autres espèces, des réserves nutritives accumulées dans la tige durant les années précédentes. L'unique faisceau qu'il possède est petit par rapport au diamètre du pétiole. Sa partie ligneuse est en forme d'arc court et très épais au centre; la surface interne de cet arc est beaucoup moins bombée que sa surface externe (fig. 43).

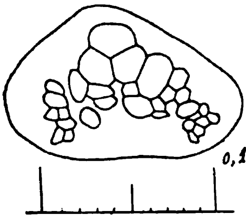


Fig. 43. — Faisceau pétiolaire du *Grammitis leptophylla* (coupe transversale).

Comme je l'exprimais plus haut, cette structure est rudimentaire et très particulière. Le *G. leptophylla* mérite donc une place à part, parmi les *Ptéridées* que je viens d'examiner.

D'après les considérations précédentes, on doit conclure ce qui suit :

La distinction des genres *Pteridium* et *Pteris* doit être maintenue, à cause de la structure du pétiole, malgré la similitude des racines.

Le genre *Allosorus* se rapproche du genre *Pteris*, à cause de l'organisation de sa racine.

Le genre *Adiantum* ne peut être caractérisé que par la structure de sa racine.

Le *Grammitis leptophylla*, que Diels place dans une sous-tribu différente de celle où il place les *Adiantum*, et que Hooker et Baker ne mettent pas dans leur tribu des *Ptéridées*, se rapproche pourtant de certains *Adiantum* par la structure de sa racine.

Le genre *Nothoclaena* n'est pas homogène, au point de vue anatomique, et il importe de séparer le *N. vellea* du

N. Marantae. Le *N. vellea*, par l'assise de cellules qui entoure l'endoderme de sa racine, rappelle certains *Adiantum*, surtout l'*A. macrophyllum* ; et le *N. Marantae*, par la structure de sa racine, se rapproche du *Cheilanthes odora*. Il ne semble donc pas admissible de rapprocher l'un de l'autre les genres *Nothoclaena* et *Gymnogramme*, ni de les séparer de la tribu des *Ptéridées*, comme l'ont fait Hooker et Baker.

TRIBU DES WOODSIÉES

Je vais ensuite examiner quelques espèces appartenant aux genres *Cystopteris* Bernh. et *Woodsia* R. Br., que Milde et Luerssen placent dans leurs *Aspidiacées*. Diels les range tous les deux dans sa tribu des *Woodsiées*, parce que, dans l'un comme dans l'autre, l'indusium s'ouvre par sa partie supérieure et reste attaché au limbe par sa base ; il les place, en outre, dans la sous-tribu des *Woodsiinées*, parce que leurs segments fertiles ne sont pas contractés, contrairement à ce qui se passe dans les genres appartenant à la sous-tribu des *Onocléées*. Hooker et Baker placent le genre *Cystopteris* dans la tribu des *Davalliées*, parce que l'indusium y est fixé largement à sa base, et libre suivant le reste de son pourtour ; et ils mettent le genre *Woodsia* dans la tribu des *Dicksoniées*, parce que l'indusium y possède une forme de coupe.

Genre Cystopteris.

Ils mentionnent cinq espèces de *Cystopteris*, notamment le *C. alpina* Desv., que beaucoup d'auteurs considèrent comme une forme du *C. fragilis*, dont il est d'ailleurs très proche : il n'en diffère guère que par sa taille plus réduite. J'ai examiné trois de ces espèces, dont deux françaises, qui sont les *C. fragilis* Bernh., et *montana* Bernh. ; la troisième est le *C. bulbifera* Bernh., qui croît surtout dans l'Amérique du Nord. Cette dernière espèce est très curieuse, à cause des bulbilles qu'elle produit par endroits sur la face inférieure de ses feuilles, et qui servent à la reproduction. Le professeur Eaton a constaté

que ces bulbilles mettent deux ans environ pour donner un individu adulte, semblable à celui qui les a produits (1).

Considérons d'abord le *C. fragilis*. Ainsi que l'a constaté Rumpf (2), sa racine possède, au-dessous de l'épiblème, une assise de cellules allongées tangentiellement, dont les parois internes et radiales sont épaissies ; on a ainsi, sur une coupe transversale, une série d'U à convexité tournée du côté interne. Les parois radiales de ces cellules diminuent progressivement d'épaisseur, quand on va de l'intérieur vers l'extérieur, et les parois externes ne sont pas du tout épaissies. On a donc, entre les première et deuxième assises sous-épiblémiques, comme une paroi cylindrique assez fortement épaissie, et très caractéristique. Cela rappelle le *Phegopteris calcarea*, mais, contrairement à ce qui se passe dans cette dernière espèce, les assises sous-jacentes n'ont pas leurs parois épaissies. En outre, la racine du *C. fragilis* est dépourvue de gaine scléreuse.

Quant à son pétiole, il possède deux faisceaux à sa base. La partie ligneuse de ces faisceaux est recourbée aux environs de son extrémité inférieure, et c'est dans sa concavité, où d'ailleurs elle est assez peu renflée, qu'elle possède ses plus gros vaisseaux (fig. 44). Elle a ainsi la forme d'un angle à peine plus grand qu'un droit, dont un côté serait plus long que l'autre. Elle se termine, à sa partie inférieure, par deux ou trois petits vaisseaux, et, à sa partie supérieure, par un renflement, constitué également par de petits vaisseaux. Avant de se renfler ainsi, elle subit un étranglement, durant lequel elle ne comprend qu'une épaisseur de vaisseaux. Il en est de même un peu au-dessus de sa région concave. Son contour n'est donc pas régulier. A un certain niveau, les deux parties ligneuses ainsi décrites se réunissent en prenant contact un peu avant leurs extrémités inférieures. Ces extrémités sont donc libres, mais, à un niveau plus élevé, elles arrivent à se confondre.

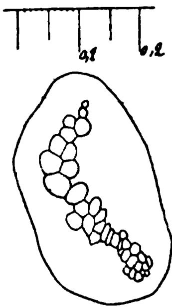


Fig. 44. — Un des faisceaux pétiolaires du *Cystopteris fragilis* (coupe transversale).

(1) Voy. Hooker et Baker, *loc. cit.*

(2) Rumpf, *loc. cit.*

Ce mode d'union rappelle celui que l'on trouve chez certains *Asplenium* ; toutefois, chez ces derniers, le contact des deux parties ligneuses du pétiole s'effectue plus loin de leurs extrémités inférieures que chez le *C. fragilis*. D'ailleurs, M. Parmentier attribue au genre *Cystopteris* des affinités avec le genre *Asplenium*, parce qu'il a découvert entre le *C. fragilis* et l'*A. Trichomanes* un hybride, qu'il a appelé *Cystopteris Blindi*, et qui, au point de vue anatomique comme au point de vue morphologique, possède des caractères intermédiaires entre ceux de ses deux parents, tout en se rapprochant davantage de l'*A. Trichomanes* que du *C. fragilis* (1). Quoi qu'il en soit, le *C. fragilis* diffère profondément des *Asplenium*, par la structure de sa racine.

Le *C. montana* se rapproche beaucoup du *C. fragilis*, au point de vue anatomique. Toutefois, l'assise sous-épiblémique de sa racine ne possède pas d'épaississements en U.

Son pétiole est organisé comme celui du *C. fragilis*. D'ailleurs, M. Parmentier considère le *C. montana* comme une variété du *C. fragilis*, au même titre que le *C. alpina* (2).

Dans la racine du *C. bulbifera*, je n'ai pas trouvé non plus d'épaississements en U dans l'assise sous-épiblémique.

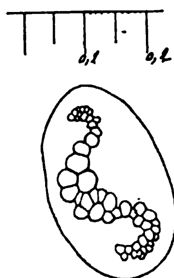


Fig. 45. — Un des faisceaux pétiolaires du *Cystopteris bulbifera* (coupe transversale).

Le pétiole du *C. bulbifera* possède deux faisceaux, dont la partie vasculaire a une forme d' « hippocampe » très nette (fig. 45). L'extrémité inérieure def cet « hippocampe » est assez réduite, mais elle est bien mieux développée que chez le *Phegopteris calcarea*, par exemple, et elle se recourbe du côté interne, presque à angle droit ; elle est constituée par des vaisseaux qui sont bien plus petits que ceux de la région médiane ; celle-ci est renflée en son milieu, où elle possède deux ou trois épaisseurs de vaisseaux ; les plus

(1) Parmentier, *Sur le* Cystopteris Blindi = Cystopteris fragilis × Asplenium Trichomanes (*Loc. cit.*).

(2) Parmentier, *Recherches sur la structure de la feuille des Fougères et sur leur classification* (*Loc. cit.*).

gros de ces vaisseaux sont situés du côté inférieur. En outre, la surface externe de cette région médiane est très concave. L'extrémité supérieure est plus longue que l'extrémité inférieure, et elle est recourbée en arc de cercle.

Après la réunion des deux faisceaux, les extrémités inférieures de leurs parties ligneuses prennent contact bout à bout, et non pas un peu avant leur terminaison, comme chez le *C. fragilis*. On a alors deux branches vasculaires latérales, qui conservent l'aspect d'« hippocampes », et qui sont reliées, à leur partie inférieure, par une plaque transversale (« Querband »).

Dans l'assise de cellules qui entoure les faisceaux pétiolaires du *C. bulbifera*, il se trouve çà et là des éléments sclérifiés suivant leurs parois internes, comme cela a lieu chez les *Polypodium*, par exemple ; ces éléments deviennent de plus en plus nombreux, à mesure que le niveau s'élève, et ils arrivent à former une assise presque continue (« Stützscheide »). Je n'ai pas vu de semblables formations chez les *C. fragilis* et *montana*.

Ainsi, les épaississements en U que l'on observe dans l'assise de cellules sous-épiblémique de la racine, chez le *C. fragilis*, sont particuliers à cette espèce, et leur présence ne constitue pas un caractère générique.

En outre, les *C. fragilis* et *montana* se ressemblent bien plus entre eux qu'ils ne ressemblent au *C. bulbifera*.

Genre **Woodsia** R. Br.

Je vais m'occuper maintenant du *Woodsia hyperborea* R. Br., qui est une fougère française. Hooker et Baker l'ont placé dans la section *Euwoodsia* du genre *Woodsia*, parce que l'indusium y est plus petit que chaque sore, et parce que cet indusium est entouré par des poils unisériés assez longs ; tandis que, dans la section *Physematium*, l'indusium est plus grand que les sores et ne possède pas de poils à sa périphérie.

La racine du *W. hyperborea*, dépourvue de gaine scléreuse, a une structure analogue à celle des racines du *N. Marantae* et du *Cheilanthes odora*. Son écorce est, en effet, constituée par des cellules polygonales assez allongées tangentiellement, et dont les parois sont légèrement épaissies.

J'ai rencontré dans le pétiole de la même espèce un faisceau unique, avec deux parties ligneuses en forme d' « hippocampes », qui sont presque réunies par leurs extrémités inférieures. M. Parmentier a constaté que ces parties ligneuses sont, à l'origine, tantôt distinctes, tantôt réunies, suivant les échantillons observés (1); en outre, comme il l'a encore remarqué, leurs extrémités sont terminées par de courts crochets. Quand elles sont réunies, on a deux branches vasculaires latérales, reliées par leurs extrémités inférieures à l'aide d'une plaque transversale (« Querband »), comme chez le *Nothoclaena Marantae*, par exemple. Mais, à leur intersection avec cette plaque transversale, elles ne sont pas rétrécies considérablement, comme cela a lieu chez cette dernière espèce; en outre, leurs crochets supérieurs ne se terminent pas par un renflement. De plus, à son origine, le faisceau n'est pas aplati perpendiculairement à son plan de symétrie, comme cela a encore lieu chez le *N. Marantae*. Ainsi, le *W. hyperborea* se distingue des *Cystopteris*, au point de vue anatomique, et c'est de quelques *Ptéridées*, telles que le *Nothoclaena Marantae* et le *Cheilanthes odora*, qu'il se rapproche le plus. A ce sujet, il est intéressant de constater que sa variété *rufidula* Koch a été appelée *Nothoclaena rufidula* par Desvaux, à cause des fines écailles qui recouvrent la face inférieure de son limbe.

FAMILLE DES OSMUNDACÉES

Genre Osmunda L.

Il me reste enfin, pour terminer cette première partie, à examiner l'*Osmunda regalis* L., qui croît en France, et chez qui la partie supérieure de la fronde est uniquement fructifère, et dépourvue de tissu assimilateur; les rameaux du rachis qui constituent cette région fructifère supportent des capsules sporangifères. Quant au reste de la fronde, il est complètement dépourvu de fructifications.

Le groupe des *Osmundacées* est admis par tous les auteurs, comme équivalant à celui des *Polypodiacées*. C'est ainsi que

(1) Parmentier, *loc. cit.*

Hooker et Baker, par exemple, en ont fait un sous-ordre de leur ordre des *Filicinées*, et que Diels en a fait une des huit familles dont l'ensemble constitue son sous-groupe des *Eufilicinées*.

La structure de l'*O. regalis* est très spéciale. Sa racine ne possède pas de gaine scléreuse ; mais les deux ou trois assises de cellules qui sont situées au-dessous de l'épiblème ont leurs membranes épaissies (1), et se distinguent ainsi nettement du reste de l'écorce ; c'est la plus externe de ces assises qui a ses parois le plus épaissies. De plus, l'ensemble des deux faisceaux ligneux de la racine en question est cunéiforme (2). En un mot, la bande qu'ils constituent ne coïncide pas avec le plan qui passe par ses deux pôles ; ce dernier n'est donc pas un plan de symétrie pour la racine.

Le pétiole de l'*O. regalis* possède dans toute son étendue un faisceau unique, en forme d'arc, à concavité tournée vers la face supérieure de la feuille, et à extrémités recourbées vers l'intérieur (3) ; sa partie ligneuse a la même forme. Thomæ a signalé (4), dans la région concave de ce faisceau, un certain nombre de canaux sécréteurs, qui alternent avec les groupes de protoxylème.

Cette forme du faisceau pétiolaire, et aussi celle du bois de la racine, sont très spéciales.

Avec cela, j'ai terminé la première partie de ce travail, et je vais m'occuper du limbe.

(1) Rumpf, *loc. cit.*
(2) Van Tieghem, *loc. cit.*
(3) Duval-Jouve, *loc. cit.*
(4) Thomæ, *loc. cit.*

DEUXIÈME PARTIE

LE LIMBE

Comme je l'ai dit dans l'Introduction, la structure du limbe est susceptible de se modifier sous l'influence des variations de milieu, ainsi que l'ont montré les travaux de divers auteurs (1). Il serait donc téméraire de vouloir utiliser les caractères anatomiques de cet organe pour la classification. Aussi, me bornerai-je, dans ce chapitre, à mentionner un certain nombre de particularités intéressantes et de faits nouveaux que j'ai constatés au cours de mes recherches.

Je vais d'abord faire quelques remarques au sujet du tissu assimilateur. Ce dernier est assez mal différencié chez beaucoup de Fougères, car la plupart de ces dernières affectionnent spécialement les endroits ombragés (2).

Certaines d'entre elles, toutefois, possèdent un tissu palissadique bien développé, comme, par exemple, le *Ceterach*

(1) Voy. notamment, à ce sujet :

Stahl, *Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms* (Bot. Zeit., 1880). — *Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter* (Jenaïsche Zeitsch. f. Naturwissensch., Bd XVI, 1883).

Pick, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes* (Bot. Centralblatt, 1882).

Bonnier, *Étude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes* (Bull. Soc. bot. France, t. XXXV, 1888). — *Cultures expérimentales dans les hautes latitudes* (Comptes rendus, 1890).

Leist, *Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter* (Mittheil. der naturf. Gesellsch. von Bern, 1889).

Wagner, *Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung* (Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd CI, 1892), etc.

Voy. aussi G. Haberlandt, *Physiologische Pflanzenanatomie*. Leipzig, 1896, p. 252-255.

(2) Rœdler, *Zur vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen* (Inaug. Diss. Friburg i. Schweiz, Berlin, 1898-1899).

officinarum (1), qui croît d'ailleurs dans des lieux très ensoleillés.

Dans bien des cas, les cellules du tissu palissadique des Fougères émettent des bourgeonnements plus ou moins allongés ; il en est ainsi chez l'*Asplenium Ruta muraria* (2), ou le *Pteridium aquilinum* (3), par exemple; c'est là ce que les Allemands ont appelé des cellules palissadiques à bras (« Armpalissadenzellen »).

G. Haberlandt signale des cas où l'épiderme supérieur est constitué par des « cellules à bras » analogues aux précédentes. Il en est ainsi chez l'*Adiantum trapeziforme*, entre autres (4) ; les prolongements de ces cellules épidermiques, généralement au nombre de trois ou quatre, sont localisés du côté interne, et délimitent des lacunes qui communiquent avec celles du mésophylle sous-jacent. Ces cellules rappellent celles qui sont situées au-dessous de l'épiderme, chez le *Sambucus nigra,* par exemple; mais, chez ce dernier, les prolongements sont situés du côté externe (5). Elles rappellent encore les cellules assimilatrices qui, dans les aiguilles des *Pins* et des *Cèdres*, possèdent à leur intérieur des cloisons incomplètes, constituées par des replis de la membrane externe (6). Dans tous les cas qui précèdent, chaque cellule équivaut à un certain nombre de cellules palissadiques fusionnées suivant une partie de leurs faces latérales; cette organisation a pour principal avantage d'accroître la surface assimilatrice et de créer ainsi de la place pour un plus grand nombre de chloroleucites (7).

J'ai rencontré un tel épiderme « à bras » chez tous les *Adiantum* que j'ai examinés (*A. Capillus Veneris*, *tenerum*, *cuneatum*, *macrophyllum*), ainsi que chez l'*Asplenium Trichomanes* (fig. 46). J'ai examiné des feuilles de cette dernière espèce

(1) Parmentier, *loc. cit.*
(2) Knös, *Anatomische Untersuchungen über die Blattspreite der einheimischen Farne* (Inaug. Diss., Erlangen, 1902).
(3) Petersohn, *Undersöckning af die Inhemska ormbunkarnes Bladbyggnad.* Diss., Lund, 1889 (Compte rendu dans le Just's Botanischer Jahresbericht, 1890).
(4) G. Haberlandt, *loc. cit.*, p. 239.
(5) G. Haberlandt, *loc. cit.*, p. 239.
(6) *Ibid.*, p. 238.
(7) *Ibid.*, p. 240.

qui avaient poussé sur un mur exposé au soleil toute la journée, et d'autres que j'avais récoltées sur les parois d'un puits, c'est-à-dire dans un lieu soustrait à l'action directe de la lumière solaire. Dans les deux cas, j'ai observé un épiderme semblable à celui que je viens de décrire. Cet épiderme, de forme si curieuse, contient des chloroleucites dans ses éléments, et joue bien ainsi le rôle de tissu assimilateur. D'ailleurs, on sait qu'il en est ainsi chez la plupart des Fougères

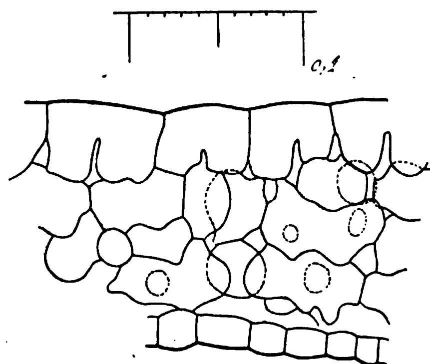


Fig. 46. — Limbe de l'*Asplenium Trichomanes* (coupe transversale).

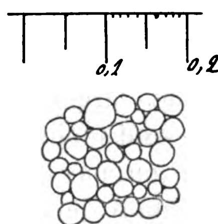


Fig. 47. — Coupe tangentielle du tissu palissadique du *Ceterach officinarum*.

pour l'épiderme supérieur et même pour l'épiderme inférieur, qui jouent le rôle de tissus assimilateurs, quand même leurs cellules sont dépourvues de bourgeonnements (1). J'ai encore rencontré des éléments présentant une forme analogue dans l'épiderme supérieur, chez le *Nephrodium molle*, ainsi que chez les *Aspidium Forsteri* et *coadunatum*.

Je vais maintenant exposer certains résultats auxquels m'a conduit l'examen de coupes tangentielles que j'ai effectuées dans le limbe d'un certain nombre d'espèces, et qui complètent utilement les coupes transversales. Si l'on examine une de ces coupes, faite à travers le tissu palissadique du *Ceterach officinarum*, par exemple, on y voit un ensemble de cercles qui prennent tous contact avec leurs voisins. Les méats qu'ils laissent entre eux communiquent avec les lacunes du mésophylle, et contribuent ainsi à former le système aérifère du limbe (fig. 47). Les cellules en question sont donc cylindriques,

(1) Knös, *loc. cit.*, p. 10.

et cette forme a pour avantage que tous les points de leur surface latérale, situés sur une même section plane, sont également distants de la surface de la feuille, et, par conséquent, également influencés par les rayons solaires.

Quant au mésophylle, si on l'observe en coupe tangentielle, on voit clairement que ses éléments sont constitués par une région centrale, qui émet à sa périphérie un certain nombre de bras plus ou moins allongés. Cela est bien plus net que sur les coupes transversales. Les cellules du mésophylle ne prennent contact que par les extrémités de leurs prolongements, et ces derniers délimitent ainsi des lacunes plus ou moins grandes, qui communiquent toutes entre elles. Ces lacunes sont particulièrement larges chez le *Scolopendrium officinarum* (fig. 48) ; elles le sont moins chez l'*Asplenium Trichomanes* et le *Ceterach officinarum*, par exemple.

Cela étant, je vais insister spécialement sur quelques autres caractères d'organisation du limbe chez certaines espèces.

Soit d'abord le limbe de l'*Asplenium septentrionale*. Comme

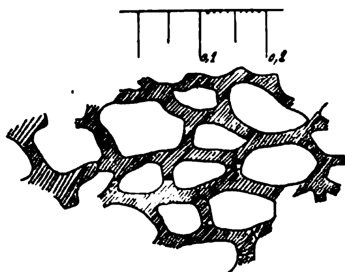


Fig. 48. — Coupe tangentielle du mésophylle du *Scolopendrium officinarum*.

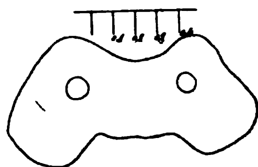


Fig. 49. — Coupe transversale prise à la base du limbe, chez l'*Asplenium septentrionale*.

on sait, il est très étroit, et sa nervation est très simple. A sa base, il a une section en forme de trapèze assez épais, dont la plus grande base est tournée du côté supérieur ; ce trapèze, en outre, est plus large sur les bords qu'au milieu. Je n'ai vu, à la base du limbe, que deux faisceaux, qui occupent une position marginale (fig. 49). Puis, ce nombre augmente, et le limbe s'élargit, tout en conservant la forme d'un trapèze, sur les coupes transversales ; de plus, c'est toujours au-dessus des faisceaux qu'il est le plus épais. J'ai observé des stomates sur sa

face inférieure, et aussi, par endroits, sur ses deux faces latérales, mais jamais sur sa face supérieure.

Je vais m'occuper ensuite du limbe du *Polypodium Phyllitidis*.

Ainsi que l'a constaté Benze, ce limbe possède sur ses deux faces une cuticule lignifiée, qui est aussi épaisse que les cellules épidermiques sous-jacentes. Cette cuticule, grâce à sa puissance, évite les trop grandes pertes d'eau causées par la transpiration, et est d'une très grande utilité pour la plante dans les climats secs, comme ceux où vit ordinairement le *Polypodium Phyllitidis*, que l'on rencontre à l'état spontané dans l'espace compris entre la Floride et le Brésil (1). Les parois radiales de l'épiderme sont également lignifiées, mais bien moins épaissies que la cuticule. En outre, le bord du limbe se termine, sur une coupe transversale, par un renflement en massue, qui possède à sa périphérie une couche de cellules scléreuses (fig. 50). Cette couche a sensiblement la forme d'un fer à cheval, dont les deux branches sont pointues à leur extrémité, et vont ensuite en s'élargissant de plus en plus jusqu'à ce qu'elles se rencontrent. Sa surface externe est recouverte par l'épaisse cuticule qui existe dans le reste du limbe, et les cellules qui la constituent ont leurs parois d'autant plus épaissies qu'elles sont situées plus à l'extérieur. La feuille du *P. Phyllitidis* est donc entourée par une forte cuirasse lignifiée, qui sert à la soutenir et qui, surtout, la protège contre les trop grandes pertes d'eau, ainsi que je le disais plus haut.

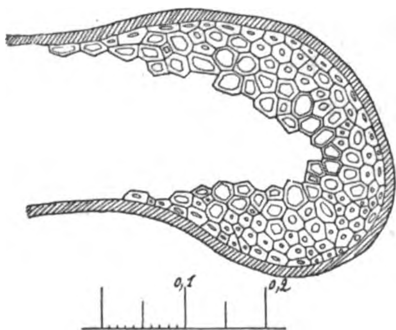


Fig. 50. — Bord sclérifié du limbe, chez le *Polypodium Phyllitidis* (coupe transversale).

Les cellules épidermiques qui entourent les stomates ont leur extrémité arrondie, du côté où elles touchent ces derniers, et elles possèdent une cuticule semblable à celle qui recouvre le

(1) Benze, *Ueber die Anatomie der Blattorgane einiger Polypodiaceen, nebst Anpassungserscheinungen derselben an Klima und Standort* (Inaug. Diss., Berlin, 1886-1887).

reste de l'épiderme. Quant aux deux cellules stomatiques, elles sont moins épaisses que la cuticule environnante; leur surface externe coïncide, en effet, sensiblement avec celle du limbe, mais leur surface interne est située au-dessus de celle de la cuticule. Leurs membranes sont lignifiées, mais peu épaissies.

Comme on sait, dans les mailles formées par les nervures de la feuille du *P. Phyllitidis*, ainsi qu'auprès des bords de cette feuille, il se trouve des nervures libres. Ces dernières se relèvent brusquement à leur extrémité, et se terminent directement au-dessous de l'épiderme, par un renflement aplati à sa partie supérieure. Au-dessus de ce renflement, se trouve un plateau de cellules épidermiques différentes des autres. Elles sont, en effet, allongées dans le sens de l'épaisseur du limbe, tandis que celles du reste de l'épiderme sont allongées tangentiellement. En outre, elles possèdent une cuticule très mince, et leurs parois internes et radiales présentent des épaississements non lignifiés, qui, sur une coupe transversale, figurent, dans chaque cellule, un U à convexité tournée vers l'intérieur. Ce sont les parois internes qui sont les plus épaissies; les parois radiales diminuent de plus en plus d'épaisseur, quand on va de l'intérieur vers l'extérieur (fig. 51). Aux environs du plateau que je viens de décrire, la surface de la feuille se relève légèrement; dans cette partie ainsi relevée, les cellules épidermiques sont allongées dans le sens de l'épaisseur du limbe, comme celles du plateau qui leur fait suite, et leurs lumières le sont également; mais ces cellules sont sclérifiées, et la cuticule y est encore très épaisse. Le plateau de cellules qui

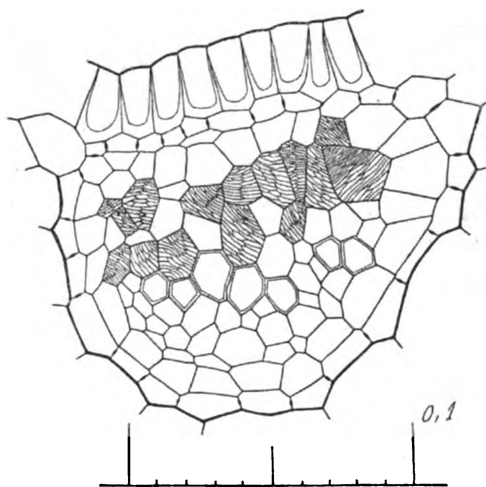


Fig. 51. — Coupe transversale de l'extrémité d'une nervure libre, chez le *Polypodium Phyllitidis*.

recouvre l'extrémité de chaque nervure libre est donc situé dans un renfoncement.

Tels sont les rapports que présentent les stomates et les nervures libres avec l'épiderme, dans le limbe du *Polypodium Phyllitidis*.

Chez le *Polypodium aureum*, la cuticule est mince et non lignifiée; les bords du limbe sont encore sclérifiés, mais la surface interne des piliers scléreux ainsi constitués est beaucoup moins échancrée que chez le *Polypodium Phyllitidis*.

J'ai maintenant quelques mots à dire sur le limbe du *Pteris cretica*. Ce limbe se termine de chaque côté par une bordure blanchâtre, dont la section est assez allongée, et qui est un peu recourbée du côté inférieur; cette bordure est constituée par des cellules sclérifiées, comme chez les *P. Phyllitidis* et *aureum*. Au-dessus des sores, le bord du limbe n'a plus la même structure. Avant de se recourber, il subit un étranglement qui se manifeste surtout par un sillon situé sur sa face supérieure. Peu après, ses deux surfaces commencent à se rapprocher l'une de l'autre. A partir du sillon dont je viens de parler, on a, entre les deux épidermes, non pas du parenchyme lacuneux, mais des cellules à section polygonale. A un certain moment, les deux épidermes arrivent à se toucher; alors, l'indusium n'a plus que deux épaisseurs de cellules. Finalement, il n'en a plus qu'une; sur une coupe transversale, on remarque, en effet, à son extrémité, trois ou quatre cellules, situées sur une même ligne droite (fig. 52). Au fond de la dépression que j'ai signalée plus haut, à l'origine de l'indusium, on constate, sur une section transversale, la présence de sept ou huit cellules épidermiques, dont les parois sont très épaissies. Ces cellules doivent avoir un rôle mécanique, consistant à soutenir et à faire ouvrir l'indusium, comme l'anneau des sporanges des Fougères fait ouvrir ces derniers.

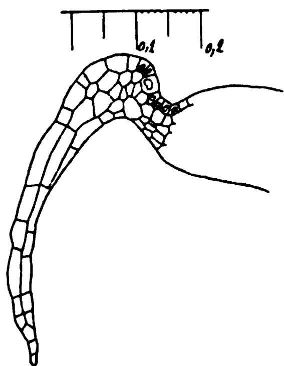


Fig. 52. — Indusium du *Pteris cretica* (coupe transversale).

Chez le *Pteris longifolia*, les bords du limbe ne sont pas sclérifiés, et ce dernier s'étrangle encore, avant de se transformer en indusium ; mais, au fond du sillon ainsi obtenu sur sa face supérieure, il ne possède pas de cellules à parois épaissies. Ses deux épidermes arrivent encore à se toucher, et finalement, on n'a plus qu'un seul plan de cellules, qui comprend une suite de huit ou neuf éléments dans le sens de sa largeur. Avant que les deux épidermes aient pris contact l'un avec l'autre, l'espace qui les sépare est occupé par un tissu très lacuneux. Le limbe subit donc moins de modifications chez le *P. longifolia* que chez le *P. cretica*, pour constituer l'indusium.

Quant au *Pteridium aquilinum*, ainsi que le figure notamment Luerssen (1), d'après Burck, son indusium externe continue directement le limbe, sans étranglement préalable ; il est constitué au début par deux assises de cellules qui se touchent, et qui sont la suite des deux épidermes du limbe ; finalement, il n'y en a plus qu'une, comme chez les *Pteris cretica* et *longifolia*. Son indusium interne n'a qu'une seule assise de cellules sur toute son étendue. La région du limbe située aux environs des sores possède des cellules qui ont une section polygonale, comme chez le *Pteris cretica*.

Tels sont les faits qu'il m'a paru intéressant de signaler sur la structure du limbe. Je vais, après cela, faire un certain nombre de remarques sur celle de la tige.

(1) Luerssen, *loc. cit.*, fig. 82, p. 101.

TROISIÈME PARTIE

LA TIGE

Il m'a été impossible d'utiliser les caractères anatomiques de la tige des Fougères pour la classification, car ces caractères ne sont pas assez variés dans les divers genres et dans les diverses espèces. De plus, à cause des nombreux faisceaux qui vont, soit dans les racines, soit dans les pétioles, la structure de l'organe qui nous occupe se modifie considérablement d'une région à une autre. Il est donc impossible d'établir une comparaison précise des modes d'organisation de la tige dans les divers groupes de Fougères. Toutefois, parmi les espèces que j'ai étudiées, on doit faire une restriction pour le *Pteridium aquilinum* et pour l'*Osmunda regalis,* au sujet desquels je m'expliquerai plus loin.

Pour le moment, je me contenterai d'indiquer les particularités qui m'ont paru dignes de remarque au cours de mes observations.

Comme on sait, les parois des cellules corticales du rhizome des Fougères sont souvent très épaisses, et traversées par des orifices, grâce auxquels les protoplasmes des cellules voisines communiquent entre eux (1). Ces orifices sont particulièrement larges chez l'*Athyrium Filix-fœmina.* Il en est de même pour les méats intercellulaires; l'ensemble des épaississements qui entourent chacun de ces derniers figure un large pilier, à section arrondie ou triangulaire. Ces piliers, sur une coupe transversale, donnent aux cellules qui les possèdent un aspect étoilé, que je n'ai observé dans aucune autre espèce; cet

(1) Poirault (Georges), *Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculai re* (Ann. Sc. nat., Bot., 7e série, t. XVIII, 1893).

aspect est dû, avant tout, à la grande taille des méats, et à la faible distance qui les sépare.

Je tiens encore à signaler la présence, dans certaines espèces, d'un anneau de cellules qui se distinguent des autres par une plus grande épaisseur de leurs parois, comme cela a lieu chez les *Aspidium Filix-Mas* et *spinulosum*, et chez le *Nephrodium molle*, par exemple. Chez ces plantes, l'anneau d'épaississements, plus ou moins large, est situé directement au-dessous de l'assise de cellules qui limite le rhizome. Dans d'autres cas, il est séparé de cette dernière par un plus ou moins grand nombre d'autres assises, dont les membranes sont minces, comme cela a lieu chez le *Blechnum Spicant*, par exemple.

Une autre particularité intéressante, c'est la présence de piliers scléreux « Stützbündel » dans certaines espèces, ainsi que Russow en a signalé chez le *Polypodium Phyllitidis*, entre autres (1). J'en ai rencontré également dans certaines espèces, comme chez les *Asplenium Ruta muraria* et *Belangeri*, et chez le *Nephrodium molle*. Chez les *Asplenium Ruta muraria* et *Belangeri*, ces piliers sont souvent appliqués contre la surface interne des faisceaux, surtout chez l'*A. Ruta muraria*.

Chez le *Nephrodium molle*, j'ai constaté également l'existence de poils unicellulaires, pointus à leur extrémité, et dont les parois sont épaissies et lignifiées, tout comme dans les poils qui existent sur les deux faces du limbe de la même espèce. On en trouve également de semblables chez l'*Aspidium umbrosum*.

Mais c'est chez le *Polypodium aureum* que j'ai rencontré les poils les plus curieux. Ces poils, à la fois massifs et étoilés, sont implantés au fond de dépressions assez profondes de la surface du rhizome ; ils débutent par un pied élargi à sa base et constitué par de nombreuses cellules. Au-dessous de la base élargie de ce pied, les cellules de l'assise périphérique du rhizome deviennent plus grandes, et sont allongées dans le sens radial. A son sommet, le pied en question supporte trois branches assez longues, pointues au bout, qui lui sont sensiblement perpendiculaires, et qui comprennent une

(1) Russow, *loc. cit.*

seule épaisseur de cellules; du moins, je n'ai jamais vu plus de trois de ces branches. Ces poils, très gros et visibles à l'œil nu, ont leurs parois lignifiées.

Après cela, je vais insister spécialement sur l'organisation du rhizome chez le *Pteridium aquilinum* et chez l'*Osmunda regalis*.

Le rhizome du *Pteridium aquilinum* possède, en dessous de son assise de cellules la plus externe, une gaine scléreuse qui lui donne une couleur brune (1). Il contient, en outre, deux cercles de faisceaux parallèles à sa surface, et comprenant un large faisceau dorsal et d'autres, plus petits, qui sont situés du côté ventral; ces derniers sont généralement au nombre de deux dans le cercle interne, mais on en compte davantage dans le cercle externe (fig. 53). Ces deux séries de faisceaux sont séparées l'une de l'autre par deux plaques scléreuses « Stützbündel » (2). L'une de ces deux plaques, située du côté ventral, est en forme d'arc, et l'autre, presque horizontale, possède sensiblement, sur une coupe en travers, la forme d'un humérus. Cette organisation si spéciale a été remarquée pour la première fois par Sachs (3). Elle se distingue considérablement de celle que l'on rencontre chez les *Pteris*, où l'écorce est complètement dépourvue de sclérenchyme. En passant, je crois devoir signaler, chez le *Pteris cretica*, autour des faisceaux du rhizome, l'existence de plusieurs assises de cellules arrondies, à parois très minces, et plus petites que les cellules environnantes, lesquelles ont une section polygonale et des parois assez épaisses. Je n'ai constaté cela dans aucune autre espèce.



Fig. 53. — Rhizome du *Pteridium aquilinum*; coupe transversale (d'après Sachs).

Quoi qu'il en soit, on doit conclure des faits précédents que le *Pteridium aquilinum*, par la structure de son rhizome, se distingue profondément des *Pteris*.

Dans la tige de l'*Osmunda regalis*, on rencontre une structure non moins spéciale. L'écorce y est fortement sclérifiée dans la plus grande partie de son épaisseur, et contient

(1) Russow, Terletzki, *loc. cit.*
(2) Russow, *loc. cit.*
(3) Sachs, *Lehrb. d. Bot.*, 4 Aufl., p. 110, fig. 91.

de nombreux faisceaux foliaires (fig. 54); en dedans de la gaine scléreuse ainsi formée, se trouve un cylindre central qui possède un cercle de faisceaux ligneux, ovales ou en forme de fer à cheval, à concavité tournée vers l'intérieur; ces faisceaux entourent une moelle, qui s'insinue également entre eux, sous la forme de rayons médullaires. A leur extérieur, on observe d'abord un anneau parenchymateux, répondant à ce que Russow a appelé une « Xylemscheide », et Strassburger, du « Vasalparenchym »; puis, un anneau libérien qui émet des prolongements en forme de coins entre les faisceaux ligneux. Le liber est enfin séparé de l'endoderme par un nouvel anneau de parenchyme.

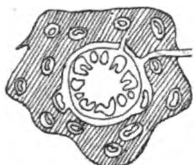


Fig. 54. — Rhizome de l'*Osmunda regalis*; coupe transversale (d'après de Bary).

Cette organisation, qui répond au type monostélique de M. Van Tieghem, comme celle de la tige chez la plupart des Phanérogames (1), ne se rencontre que chez les *Osmunda* et les *Todea*, et est très caractéristique du groupe des Osmundacées (2). Elle a été observée pour la première fois par de Bary (3).

Ainsi, la structure du rhizome des Fougères ne peut servir pour la classification, sauf toutefois chez le *Pteridium aquilinum* et chez l'*Osmunda regalis*, où elle est tout à fait particulière.

(1) Van Tieghem et Douliot, *Sur la polystélie* (Ann. Sc. nat., Bot., 7e série, t. III, 1886). — Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2e édit., p. 1373.
(2) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2e édit., p. 1386.
(3) De Bary, *Vergleichende Anatomie*. Leipzig, 1877.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La racine et le pétiole des Fougères présentent dans leur structure des différences qui ont une grande valeur systématique.

Dans la racine, la présence ou l'absence d'un anneau scléreux autour de l'endoderme ; la constitution des éléments de cet anneau scléreux ; la présence ou l'absence d'un anneau de cellules à parois fortement épaissies, mais non sclérifiées ; quelquefois aussi, la forme du cylindre central, etc., sont autant de caractères extrêmement utiles pour la classification.

Dans le pétiole, le nombre des faisceaux, et principalement la forme du bois de ces faisceaux, la présence ou l'absence de piliers scléreux, ainsi que la présence ou l'absence d'une gaine scléreuse, etc., constituent également des caractères de première importance pour la distinction des genres, et parfois des espèces.

La structure de la tige n'est caractéristique que dans quelques cas exceptionnels, comme chez le *Pteridium aquilinum* et chez l'*Osmunda regalis*. En général, les nombreux faisceaux qui se dirigent en tous sens dans le rhizome des Fougères constituent un réseau inextricable et empêchent de découvrir dans cette partie de la plante un plan d'organisation bien défini.

Quant à la structure du limbe, on n'en peut tenir compte, à cause de sa trop grande variabilité.

Si l'on utilise les caractères que je viens d'indiquer pour la détermination des genres, on constate que, dans certains cas, ces caractères concordent avec les données morphologiques ; il en est ainsi, par exemple, pour les genres *Polypodium*, *Adiantum*, *Grammitis*, *Osmunda*, qui sont tout à fait homogènes, aussi bien au point de vue anatomique qu'au point de vue morphologique.

En outre, les caractères anatomiques de la racine et du pétiole permettent de fixer les limites de certains genres, sur la définition desquels les auteurs ne sont pas d'accord. C'est ainsi que le genre *Scolopendrium*, qui a été mis par

Hooker et Baker dans une tribu différente de celle où ces auteurs ont placé les *Asplenium*, doit être rapproché des genres *Asplenium* et *Ceterach*. Les espèces appartenant aux trois genres en question ont toutes, en effet, la même structure dans leurs racines, et, dans leurs pétioles, on trouve toujours le même plan d'organisation. Il importe donc de rapprocher étroitement ces trois genres les uns des autres, sans toutefois les réunir en un seul, à cause des grandes différences morphologiques qui les séparent. De même, Hooker et Baker ont placé les genres *Lomaria* et *Blechnum* dans deux tribus différentes. Or, toutes les espèces qui constituent ces deux genres possèdent encore une structure analogue dans leurs racines, et un même plan d'organisation dans leurs pétioles. De plus, les différences morphologiques qui existent entre elles sont très peu importantes, puisqu'elles se résument dans ce fait que, chez les *Blechnum*, les sores sont situés le long de la nervure médiane de la feuille ou du fragment de feuille qui les porte; tandis que, chez les *Lomaria*, ils sont situés à une certaine distance de cette nervure, mais toujours parallèlement à elle. Il importe donc de réunir les genres *Lomaria* et *Blechnum*.

A côté de cela, il existe des genres qui ont été réunis par plusieurs auteurs, et qui doivent être séparés, parce qu'ils diffèrent profondément les uns des autres au point de vue anatomique. Ainsi, le genre *Athyrium*, qui a été réuni avec le genre *Asplenium*, dans diverses classifications, doit en être séparé; car, chez les *Athyrium*, la racine est dépourvue de gaine scléreuse, contrairement à celle des *Asplenium*, et le bois des deux faisceaux pétiolaires a une forme très différente de celle que l'on rencontre chez les *Asplenium*. De même, le genre *Phegopteris* doit être séparé du genre *Polypodium*, avec lequel plusieurs auteurs l'ont réuni ; car la racine, chez les *Phegopteris*, ne possède pas de gaine scléreuse, contrairement à ce qui a lieu chez les *Polypodium* ; et les faisceaux pétiolaires des *Phegopteris* diffèrent beaucoup de ceux des *Polypodium*, par la forme de leur bois. On doit encore séparer le genre *Pteridium* du genre *Pteris*. Le genre *Pteridium* ne comprend qu'une espèce, le *P. aquilinum*, qui a été séparée des vrais *Pteris*, à cause de son double

indusium ; mais elle s'en distingue encore plus par la structure de son pétiole, et surtout par la structure de son rhizome.

L'anatomie nécessite également de faire des coupures dans certains genres. Il en est ainsi, par exemple, pour le genre *Nothoclaena*. En effet, le *N. vellea* diffère profondément du *N. Marantae* par la structure de sa racine, dont l'endoderme est entouré par une assise de cellules sclérifiées, à parois internes plus épaissies que les autres ; cette assise manque chez le *N. Marantae*. Un cas analogue se présente pour les genres *Aspidium*, *Nephrodium*, *Polystichum*, dont les espèces doivent être rangées, d'après leur structure, dans deux groupes différents : dans l'un, la racine possède une gaine scléreuse, et le pétiole comprend plusieurs faisceaux, dont les deux principaux ont un bois en forme de « cornue » ; dans l'autre, la racine est dépourvue de gaine scléreuse, et le pétiole contient deux faisceaux seulement, dont le bois a une forme d' « hippocampe ».

Je proposerai de faire de ces deux groupes des genres, et de donner au premier le nom d'*Aspidium*, par exemple, et au deuxième, le nom de *Nephrodium*.

En outre, l'anatomie permet, à elle seule, de caractériser certaines espèces. Il y a même des cas où les différences anatomiques qui existent entre deux espèces déterminées sont plus importantes que leurs différences morphologiques. Ainsi, par exemple, les *Adiantum Capillus Veneris*, *cuneatum* et *tenerum* se ressemblent beaucoup, à première vue ; mais ils présentent, dans la structure de l'écorce interne de leurs racines et dans la forme du bois de leurs faisceaux pétiolaires, des différences considérables.

Je n'insisterai pas autrement sur cette question de la distinction anatomique des espèces, qui sera développée dans le chapitre suivant. En tous cas, les différences anatomiques qui existent entre certaines espèces de Fougères sont d'une grande utilité ; car, si l'on possède des échantillons de ces espèces qui soient dépourvus de sores, on peut quand même les déterminer à l'aide de leur structure. De même, quand on a des Fougères réduites à leur partie souterraine, comme cela arrive souvent

dans nos pays, durant l'hiver, on peut dire dans bien des cas à quels genres et quelquefois même à quelles espèces ces Fougères appartiennent.

CONCLUSIONS PARTICULIÈRES AUX FOUGÈRES DE FRANCE

Je terminerai ce travail en rappelant brièvement quels sont les principaux caractères anatomiques distinctifs des Fougères françaises.

1° Genres Asplenium, Ceterach, Scolopendrium.

L'endoderme de la racine est entouré par une gaine scléreuse, dont les éléments ont une lumière très réduite et rejetée du côté externe (fig. 55). Le faisceau de la région supérieure du

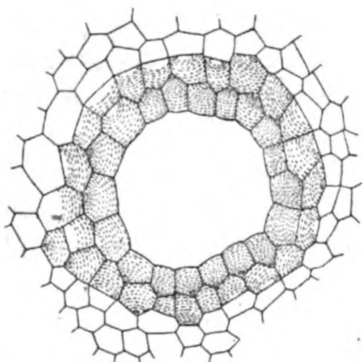


Fig. 55. — Partie interne de l'écorce de la racine chez les *Asplenium*, les *Ceterach* et les *Scolopendrium* (coupe transversale).

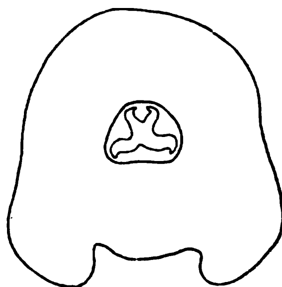


Fig. 56. — Coupe transversale de la partie supérieure du pétiole chez les *Asplenium Adiantum nigrum*, *viride* et *fontanum*.

pétiole a une partie ligneuse en forme d'X, dont les branches supérieures sont plus longues que les inférieures ; ces dernières sont parfois extrêmement réduites.

Asplenium. — *A*. — Les quatre branches de l'X sont recourbées en crochet à leur extrémité : *A. Adiantum nigrum*, *viride*, *fontanum* (fig. 56).

B. — Les deux branches supérieures de l'X ne sont pas

recourbées à leur extrémité : *A. marinum*, *lanceolatum* (fig. 57).

C. — Les deux branches inférieures de l'X sont à peu près nulles, si bien que, dans la partie supérieure du pétiole, le bois

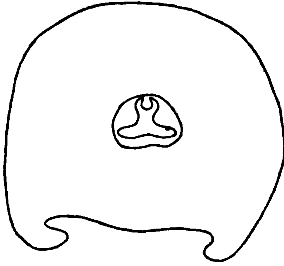


Fig. 57. — Coupe transversale de la partie supérieure du pétiole chez les *Asplenium marinum* et *lanceolatum*.

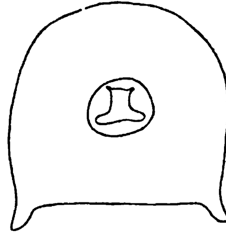


Fig. 58. — Coupe transversale de la partie supérieure du pétiole chez les *Asplenium Trichomanes* et *Petrarchæ*.

a une forme rappelant plutôt celle d'un T : *A. Trichomanes*, *Petrarchæ* (fig. 58).

D. — Le pétiole n'est pas entouré par une gaine scléreuse, contrairement à ce qui a lieu chez les espèces précédentes ; en outre, il possède un tissu cortical très lacuneux : *A. Ruta muraria*.

E. — Le pétiole a une structure à peu près analogue à celle que l'on rencontre chez l'*A. Ruta muraria;* mais, à sa base, l'épiderme, et, par endroits, une ou deux assises sous-jacentes, ont leurs membranes sclérifiées : *A. septentrionale*.

F. — Le pétiole possède un tissu cortical assez lacuneux ; à sa base, il est entouré par une gaine scléreuse continue, rappelant celle que l'on trouve chez *l'A. Trichomanes ;* cette gaine diminue rapidement d'importance, et devient discontinue, à mesure que le niveau s'élève : *A. germanicum*.

Ceterach. — Le pétiole possède, au-dessous de son épiderme, quelques assises de cellules à parois épaissies. A sa base, il existe un faisceau unique, qui se divise bientôt en deux autres, lesquels se réunissent finalement en un seul, dont le bois a une forme semblable à celle que l'on rencontre chez les *Asplenium Trichomanes* et *Petrarchæ*. Chacun des deux faisceaux pétiolaires, en outre, est accompagné par deux piliers scléreux,

dont les éléments ont une lumière réduite et rejetée du côté externe (fig. 59) : *C. officinarum.*

Scolopendrium. — A. — Le pétiole possède une gaine scléreuse intracorticale. Chacun de ses deux faisceaux est accompagné par deux piliers

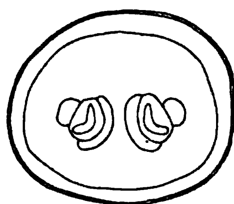


Fig. 59. — Coupe transversale du pétiole du *Ceterach officinarum*, indiquant la zone d'épaississements sous-épidermique, et les piliers scléreux qui accompagnent les faisceaux.

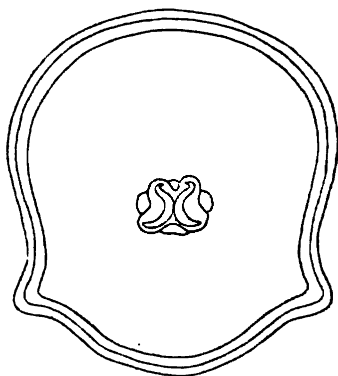


Fig. 60. — Coupe transversale de la partie supérieure du pétiole du *Scolopendrium officinarum*, indiquant la gaine scléreuse intracorticale et les quatre piliers scléreux qui accompagnent le faisceau.

scléreux, dont les éléments ont une lumière centrale très réduite (fig. 60) : *S. officinarum.*

B. — Le pétiole possède une gaine scléreuse située immédiatement au-dessous de l'épiderme ; à sa base, il n'existe qu'un faisceau, avec deux parties ligneuses distinctes : *S. Hemionitis.*

2° Genre Athyrium.

Les membranes de l'écorce de la racine sont toutes épaissies, et elles le sont d'autant plus que les cellules auxquelles elles appartiennent sont situées plus à l'extérieur, mais elles ne sont pas sclérifiées. La partie ligneuse des deux faisceaux pétiolaires a une section en forme d' « hippocampe » très allongé ; dans la plus grande partie de son étendue, elle est très mince, et ne comprend guère qu'une épaisseur de vaisseaux ; elle n'est renflée que dans la partie supérieure de sa région

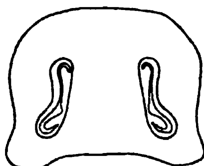


Fig. 61. — Pétiole de l'*Athyrium Filix-fœmina* (coupe transversale).

médiane ; en outre, elle est plus épaisse à son extrémité supérieure qu'à son extrémité inférieure (fig. 61) : *A. Filix-fœmina.*

3° Genre Blechnum.

Le pétiole possède un petit faisceau situé du côté inférieur, et deux autres, plus gros, situés du côté supérieur ; le bois de ces deux gros faisceaux a une section en forme d'«hippocampe» assez court, dont la région centrale est très renflée, et dont les

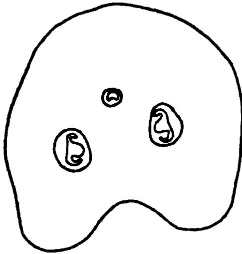


Fig. 62. — Pétiole du *Blechnum Spicant* (coupe transversale).

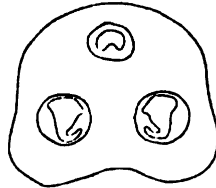


Fig. 63. — Coupe transversale du pétiole chez les *Aspidium Filix-Mas, angulare, spinulosum*, etc.

extrémités sont courtes, surtout l'extrémité inférieure (fig. 62) : *B. Spicant.*

4° Genre Aspidium.

Le pétiole possède plusieurs faisceaux ; les deux principaux de ces faisceaux, situés du côté supérieur, ont une partie ligneuse dont la section est en forme de « cornue » à col court, replié du côté interne (fig. 63) : *A. angulare*, *Filix-Mas*, *spinulosum*, *cristatum*, *æmulum*, *rigidum*.

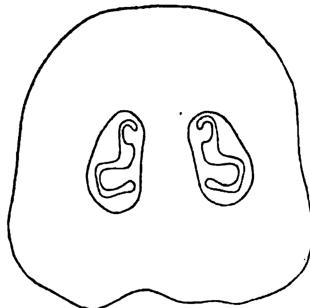


Fig. 64. — Pétiole du *Nephrodium Thelypteris* (coupe transversale).

5° Genre Nephrodium.

La racine possède deux faisceaux ligneux qui ne se rejoignent pas au centre. — La partie ligneuse de chacun des deux faisceaux pétiolaires a une section en forme

d' « hippocampe » ; elle est mince et ne comprend qu'une épaisseur de vaisseaux, sauf dans sa région médiane, où il s'ajoute quelques gros vaisseaux, peu nombreux d'ailleurs, du côté interne. De plus, son extrémité supérieure est bien plus longue que son extrémité inférieure (fig. 64) : *N. Thelypteris* (1).

6° Genre Phegopteris.

A. — La racine possède, au-dessous de son épiblème, une zone d'épaississements, dont l'assise située le plus en dehors a les parois externes de ses cellules non épaissies (fig. 65).

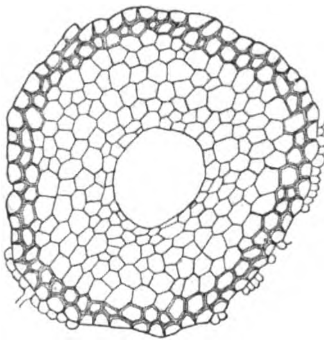


Fig. 65. — Écorce de la racine du *Phegopteris calcarea* (coupe transversale).

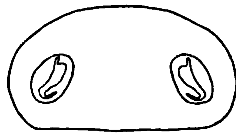


Fig. 66. — Pétiole du *Phegopteris calcarea* (coupe transversale).

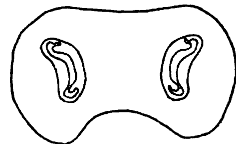


Fig. 67. — Pétiole du *Phegopteris polypodioides* (coupe transversale).

La partie ligneuse de chacun des deux faisceaux pétiolaires a une section en forme d'« hippocampe », à extrémité inférieure extrêmement réduite (fig. 66) : *Ph. calcarea*.

B. — La partie ligneuse de chaque faisceau pétiolaire est en forme d'«hippocampe», à extrémité inférieure bien développée, et avec une seule épaisseur de vaisseaux dans sa région médiane (fig. 67) : *Ph. polypodioides*.

(1) Je n'ai pu examiner les espèces d'*Aspidinées* dont les noms suivent : *Aspidium Bootii* Tuckermann, que Milde a considéré comme un hybride entre les *Aspidium cristatum* et *spinulosum* ; l'*Aspidium remotum* Al. Br., que ce dernier a considéré comme un hybride entre les *Aspidium Filix-Mas* et *spinulosum* ; l'*Aspidium Lonchitis* Sw., qui a été rapproché de l'*Aspidium aculeatum* par divers auteurs (Voy. Lachmann et Vidal, *loc. cit.*); le *Nephrodium Oreopteris* Desv., que MM. Colomb (*loc. cit.*) et Parmentier (*loc. cit.*) ont rapproché du *Nephrodium Thelypteris* au point de vue anatomique.

7° Genre Polypodium.

Les éléments corticaux de la racine sont ordonnés assez régulièrement, à la fois dans le sens radial et dans le sens circulaire (fig. 68). L'endoderme de la racine est entouré

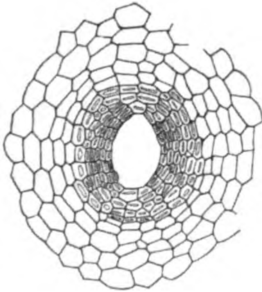


Fig. 68. — Écorce de la racine du *Polypodium vulgare* (coupe transversale).

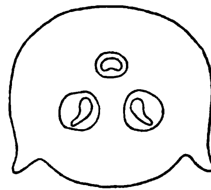


Fig. 69. — Pétiole du *Polypodium vulgare* (coupe transversale).

par une gaine scléreuse dont les éléments ont une lumière étroite, et allongée tangentiellement. Le pétiole a généralement trois faisceaux, dont les deux principaux ont un bois en forme de cornue à col rejeté vers l'extérieur (fig. 69): *P. vulgare*.

8° Genre Pteris.

La partie ligneuse des deux faisceaux pétiolaires a la forme d'un « hippocampe » ; sa région centrale est sensiblement rectangulaire, sur une coupe transversale ; son extrémité inférieure s'insère presque à angle droit sur la région centrale, et se termine par un renflement ; son extrémité supérieure est recourbée en arc de cercle (fig. 70) : *P. cretica*.

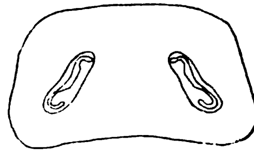


Fig. 70. — Pétiole du *Pteris cretica* (coupe transversale).

9° Genre Pteridium.

Le pétiole a de nombreux faisceaux, dont les formes sont très diverses ; ces faisceaux sont séparés les uns des autres par

des bandes de tissu scléreux. Le rhizome a deux cercles de faisceaux, séparés par deux plaques scléreuses : *P. aquilinum*.

10° Genre Allosorus.

Le pétiole n'a à sa base qu'un faisceau, dont le bois est en forme de V, à branches non terminées en crochet à leur extrémité : *A. crispus*.

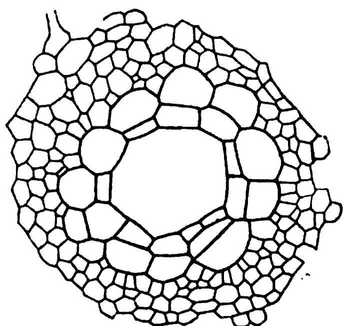


Fig. 71. — Écorce de la racine de l'*Adiantum Capillus Veneris* (coupe transversale).

11° Genre Adiantum.

L'endoderme de la racine est entouré par une ou deux assises de cellules beaucoup plus grandes que celles du reste de l'écorce (fig. 71) : *A. Capillus Veneris*.

12° Genre Nothoclaena.

A. — L'endoderme de la racine est entouré par une assise de cellules sclérifiées, à parois internes beaucoup plus épaissies que les autres (fig. 72) : *N. vellea*.

B. — L'unique faisceau du pétiole a une partie ligneuse en forme de pince; les extrémités libres de cette pince sont recourbées vers l'intérieur, et se terminent par un renflement (fig. 73) : *N. Marantae*.

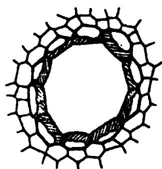


Fig. 72. — Partie interne de l'écorce de la racine, chez le *Nothoclaena vellea* (coupe transversale).

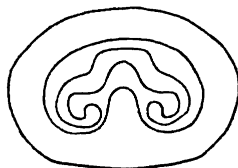


Fig. 73. — Pétiole du *Nothoclaena Marantae* (coupe transversale).

13° Genre Cheilanthes.

L'unique faisceau du pétiole possède, à la base de ce dernier, deux arcs ligneux, pointus à leurs extrémités supérieures et élargis à leurs extrémités inférieures, suivant lesquelles ils se réunissent à un certain niveau, de façon à figurer une pince, dont les branches sont terminées en crochet à leur extrémité libre (fig. 74) : *C. odora*.

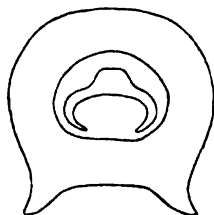


Fig. 74. — Pétiole du *Cheilanthes odora* (coupe transversale).

14° Genre Grammitis.

Le cylindre central de la racine, vu en coupe transversale, est hexagonal, et limité par six larges cellules, à parois internes

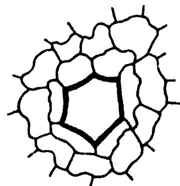


Fig. 75. — Partie interne de l'écorce de la racine, chez le *Grammitis leptophylla* (coupe transversale).

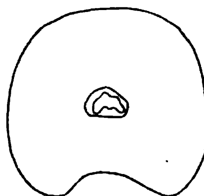


Fig. 76. — Pétiole du *Grammitis leptophylla* (coupe transversale).

plus épaissies que les autres (fig. 75). La partie ligneuse de l'unique faisceau pétiolaire est épaisse au centre, et figure sensiblement un V à branches courtes (fig. 76) : *G. leptophylla*.

15° Genre Woodsia.

A la base du pétiole, on rencontre deux amas ligneux, distincts ou réunis par leurs extrémités inférieures, suivant une plaque transversale, et ayant une forme d' « hippocampes » à crochets très courts : *W. hyperborea*.

16° Genre Cystopteris.

A. — La racine possède, dans son assise sous-épiblémique, des épaississements en U, à convexité tournée du côté interne (fig. 77). Chacun des deux faisceaux pétiolaires possède une partie

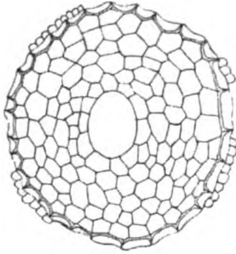


Fig. 77. — Écorce de la racine du *Cystopteris fragilis* (coupe transversale).

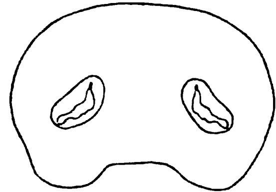


Fig. 78. — Pétiole du *Cystopteris fragilis* (coupe transversale).

ligneuse en forme d'angle, dont le côté inférieur est plus court que l'autre ; en outre, le contour de cette partie ligneuse est irrégulier, et son extrémité inférieure est pointue, tandis que son extrémité supérieure est renflée (fig. 78) : *C. fragilis*.

B. — Structure analogue, mais pas d'épaississements en U dans l'assise sous-épiblémique de la racine : *C. montana*.

17° Genre Osmunda.

La bande ligneuse de la racine est cunéiforme (fig. 79). L'unique faisceau du pétiole a une forme d'arc, concave du côté

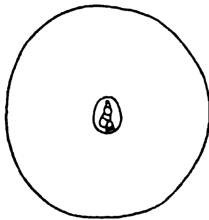


Fig. 79. — Racine de l'*Osmunda regalis* (coupe transversale).

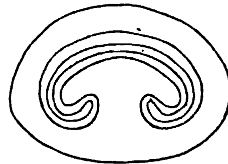


Fig. 80. — Pétiole de l'*Osmunda regalis* (coupe transversale).

supérieur, et recourbé en dedans à ses extrémités (fig. 80). Le rhizome est entouré par une puissante gaine scléreuse, et possède une moelle, autour de laquelle on remarque un cercle de faisceaux ligneux ; c'est en dehors de ce cercle que se trouve le liber, suivant un anneau continu : *O. regalis*.

QUELQUES REMARQUES
SUR LES TRÉMANDRACÉES

Par Ph. VAN TIEGHEM

Les petits arbustes australiens qui composent la famille des Trémandracées, établie par Robert Brown dès 1814, se groupent, comme on sait, en trois genres que, d'après la conformation de l'anthère toujours poricide, on peut caractériser sommairement de la manière suivante : les Trémandres (*Tremandra* R. Brown), où l'anthère ne se prolonge pas en tube au sommet ; les Tétrathèces (*Tetratheca* Smith), où l'anthère se prolonge en un tube plus ou moins long, en disposant ses quatre sacs en carré sur deux rangs ; et les Platythèces (*Platytheca* Steetz), où l'anthère se prolonge aussi en tube, mais en disposant ses quatre sacs côte à côte sur un seul rang.

Le troisième genre se distingue encore des deux autres par la disposition des feuilles, verticillées à chaque nœud en nombre variable, mais supérieur à 5, ou du moins paraissant telles et décrites comme telles par tous les botanistes. Montrer qu'il n'en est pas ainsi et que ce genre offre, dans la disposition réelle de ses feuilles, une singularité inaperçue jusqu'à présent et sans exemple ailleurs, c'est ce qui fera l'objet de notre première remarque.

1. *Disposition réelle des feuilles dans les Platythèces.* — Voyons d'abord comment les feuilles sont disposées et insérées dans les Trémandres et les Tétrathèces. Dans le premier genre, elles sont opposées et prennent chacune à la stèle de la tige une seule méristèle, pourvue d'un seul faisceau libéroligneux. Dans le second, elles sont, suivant les espèces, isolées, opposées ou

verticillées par 3, 4 et 5, ces diverses dispositions pouvant aussi d'ailleurs se rencontrer réunies dans une seule et même espèce. Quel qu'en soit le nombre à chaque nœud, elles reçoivent chacune de la stèle de la tige, comme dans les Trémandres, une seule méristèle indépendante. Ainsi, par exemple, la série des sections transversales d'un nœud à trois feuilles de T. ciliée (*T. ciliata* Lindley), d'un nœud à quatre feuilles de T. thymifoliée (*T. thymifolia* Smith), d'un nœud à cinq feuilles de T. éricifoliée (*T. ericifolia* Smith), montre la stèle émettant respectivement trois, quatre et cinq méristèles équidistantes, qui pénètrent indépendamment dans les feuilles correspondantes, munies chacune d'un bourgeon axillaire.

C'est autrement que les choses se passent aux nœuds des Platythèces, en particulier de la P. galioïde (*P. galioides* Steetz), qui portent chacun sept à onze, ordinairement huit à dix feuilles linéaires, toutes semblables et paraissant équivalentes dans le verticille qu'elles forment. Pour s'en convaincre, il suffit d'étudier la série des coupes transversales de la tige pratiquées dans un nœud, en considérant successivement les verticilles à sept, huit, neuf, dix et onze feuilles, ceux à huit ou neuf feuilles étant les plus nombreux.

Dans un nœud portant sept feuilles, la stèle émet seulement trois méristèles équidistantes, comme on l'a vu plus haut dans un nœud à trois feuilles de la Tétrathèce ciliée ; mais ici, ces méristèles sont inégales : il y en a deux plus grandes et une plus petite. En superposition avec l'une seulement des deux grandes, la stèle détache de son flanc une petite stèle destinée à un bourgeon axillaire. Aussitôt dans l'écorce, les deux grandes méristèles se trifurquent tangentiellement et les six branches ainsi formées pénètrent, avec la petite méristèle restée simple, dans les sept feuilles du nœud. Celles-ci ne sont donc pas équivalentes, mais de deux sortes. Heptamère en apparence, le verticille qu'elles forment est seulement trimère en réalité ; mais il est hétérogène, composé d'une feuille simple et de deux feuilles composées palmées à trois folioles sessiles, dont une seule porte un bourgeon à l'aisselle de sa foliole médiane.

Dans un autre nœud à sept feuilles, la stèle sépare cinq méristèles équidistantes, comme on l'a vu plus haut dans un

nœud à cinq feuilles de la Tétrathèce éricifoliée, dont une seule, plus grande, se trifurque tangentiellement, les quatre autres demeurant simples. Après quoi, elles pénètrent toutes dans les sept feuilles correspondantes. Ici, le verticille réel est donc pentamère, mais encore hétérogène, formé de quatre feuilles simples et d'une seule feuille composée trifoliolée, portant aussi un bourgeon à l'aisselle de sa foliole médiane.

Un verticille heptamère apparent peut donc provenir soit d'un verticille trimère réel par la trifurcation de deux feuilles, soit d'un verticille pentamère réel par la trifurcation d'une seule feuille, et le bourgeon unique de ce nœud est toujours axillaire de la foliole médiane d'une feuille trifoliolée.

Dans un nœud à huit feuilles, ce qui est le nombre ordinaire, la stèle n'émet que quatre méristèles en croix, comme il a été dit plus haut pour un nœud à quatre feuilles de la Tétrathèce thymifoliée. Mais ces méristèles sont inégales ; il y en a deux, diamétralement opposées, plus grandes, qui, dans l'écorce, se trifurquent tangentiellement, et deux, également opposées, plus petites, qui demeurent simples. Puis, elles passent toutes dans les huit feuilles correspondantes. Octomère en apparence, le verticille est donc seulement tétramère en réalité ; mais il est hétérogène, composé de deux feuilles simples opposées et de deux feuilles composées palmées à trois folioles sessiles, en croix avec les premières. Unique d'ordinaire, le bourgeon du nœud est situé à l'aisselle de la foliole médiane de l'une des deux feuilles trifoliolées ; mais il y a aussi parfois deux bourgeons opposés, chaque feuille trifoliolée ayant le sien.

Dans un nœud à neuf feuilles, ce qui est aussi un nombre fréquent, la stèle émet successivement, suivant la divergence 2/5, cinq méristèles inégales, les deux premières plus grandes, à chacune desquelles correspond une petite stèle de bourgeon, les trois suivantes plus petites et stériles. Entrées dans l'écorce, les deux premières se trifurquent tangentiellement et leurs six branches passent, en même temps que les trois autres demeurées simples, dans les neuf feuilles du nœud. Ennéamère en apparence, le verticille est donc pentamère en réalité ; mais il est hétérogène, formé de trois feuilles simples stériles, et de deux feuilles trifoliolées presque opposées, portant

chacune un bourgeon à l'aisselle de leur foliole médiane.

Dans un nœud à dix feuilles, la stèle sépare quatre méristèles en croix, dont trois se trifurquent latéralement dans l'écorce, tandis que la quatrième demeure simple. Décamère en apparence, le verticille est donc seulement tétramère en réalité; mais il est hétérogène, composé d'une seule feuille simple et de trois feuilles composées trifoliolées, dont une seule porte un bourgeon à l'aisselle de sa foliole médiane. Dans un autre nœud à dix feuilles, la stèle forme cinq méristèles, dont trois se trifurquent tangentiellement avec avortement d'une branche dans l'une d'elles, tandis que les deux autres demeurent simples. Ici, le verticille réel est pentamère, avec deux feuilles simples et trois feuilles trifoliolées, dont une fait avorter l'une de ses folioles latérales.

Dans un nœud à onze feuilles, la stèle sépare sept méristèles équidistantes, mais inégales, deux plus grandes presque opposées et cinq plus petites; puis les deux grandes se trifurquent latéralement et leurs six branches passent, avec les cinq petites demeurées indivises, dans les onze feuilles du nœud. Le verticille réel comprend donc ici sept feuilles, cinq feuilles simples et deux feuilles composées trifoliolées. C'est à l'aisselle de la foliole médiane d'une de celles-ci que se trouve l'unique bourgeon du nœud.

Dans un autre nœud à onze feuilles, enfin, la stèle ne produit que quatre méristèles, dont trois se trifurquent tangentiellement, tandis que la quatrième, à laquelle correspond l'unique bourgeon du nœud, ne donne que deux branches, la troisième avortant. Ici le verticille réel est donc seulement tétramère, mais ses feuilles sont typiquement trifoliolées toutes les quatre et l'hétérogénéité s'y réduit à ce que l'une d'elles n'a que deux folioles au lieu de trois. Si cet avortement n'avait pas lieu, le verticille apparent aurait douze feuilles et le verticille réel serait homogène, formé de quatre feuilles trifoliolées. C'est une disposition qui se rencontre sans doute çà et là, mais qui est rare et que je n'ai pas encore pu observer.

En résumé, de cette analyse comparative des diverses sortes de nœuds de la tige il résulte que les feuilles de la Platythèce galioïde sont réellement verticillées par trois à sept, ordinaire-

ment par quatre ou cinq, disposition qui se rencontre, comme on sait, avec les mêmes variations numériques dans plusieurs espèces de Tétrathèces, notamment dans la T. éricifoliée. Ce que cette plante offre de très particulier, c'est que le verticille y est hétérogène, formé d'un certain nombre, variable de un à cinq, de feuilles simples, et d'un certain nombre, variable de un à trois, de feuilles composées palmées, à trois folioles semblables aux feuilles simples, de manière à simuler un verticille homogène de sept à onze feuilles simples équivalentes. C'est à l'aisselle de la foliole médiane de l'une ou de deux des feuilles trifoliolées que se trouvent situés le bourgeon unique ou les deux bourgeons du nœud.

Comme il y a d'ordinaire deux feuilles trifoliolées dans chaque verticille, pour connaître le nombre réel des feuilles d'un verticille donné, il suffira donc d'ordinaire, sans qu'il soit nécessaire d'y couper le nœud, de retrancher quatre unités au nombre apparent. Ainsi avec onze feuilles apparentes, le verticille réel est d'ordinaire heptamère, avec neuf pentamère, avec huit tétramère, avec sept trimère.

Pourtant, il faut remarquer que le même nombre de feuilles apparentes peut être obtenu avec des nombres différents de feuilles réelles et qu'un même nombre de feuilles réelles peut conduire à des nombres différents de feuilles apparentes. Ainsi, on a vu qu'un verticille heptamère apparent peut provenir d'un verticille réel trimère par la trifurcation de deux feuilles ou d'un verticille réel pentamère par la trifurcation d'une seule feuille; on a vu aussi qu'un verticille apparent de onze feuilles peut être obtenu avec un verticille réel heptamère par la trifurcation de deux feuilles ou avec un verticille réel tétramère par la trifurcation de trois feuilles et la bifurcation de la quatrième. De même, on a vu qu'un verticille réel tétramère peut donner en apparence, soit huit feuilles par trifurcation de deux, soit dix par trifurcation de trois, soit onze par trifurcation de trois et bifurcation de la quatrième ; on a vu aussi qu'un verticille réel pentamère peut conduire en apparence soit à sept feuilles par trifurcation d'une seule, soit à neuf par trifurcation de deux, soit à dix par trifurcation de deux et bifurcation d'une troisième. Pour savoir exactement et

sûrement comment les choses se passent dans un verticille donné, il faudra donc nécessairement procéder toujours à l'analyse anatomique du nœud correspondant.

Le nombre des feuilles du verticille réel et la manière dont il se répartit entre les feuilles simples et les feuilles composées étant, comme on vient de le voir, variables d'un nœud à l'autre, il en résulte qu'il n'y a ici, et qu'il ne saurait y avoir, de relation constante de position ni entre les feuilles réelles, ni entre les feuilles apparentes de deux verticilles consécutifs. Pour les unes, comme pour les autres, la règle d'alternance se trouve donc ici en défaut.

Cette hétérogénéité des verticilles, due à l'introduction parmi les feuilles simples d'un certain nombre de feuilles composées à trois folioles pareilles aux feuilles simples, en d'autres termes, à la substitution d'une ou de plusieurs pareilles feuilles composées à tout autant de feuilles simples, d'où résulte une apparente polymérisation, non seulement distingue nettement les Platythèces des deux autres genres de la famille, mais encore, puisqu'elle est sans exemple ailleurs, leur donne un grand intérêt au point de vue de la Morphologie générale.

On peut bien à leur sujet penser à nos Rubiacées indigènes, notamment aux Gaillets (*Galium* Linné), où les feuilles, toujours opposées, forment aussi des verticilles apparents à pièces plus ou moins nombreuses. C'est ce que n'a pas manqué de faire l'auteur du genre, Steetz, et c'est ce qui l'a conduit à donner à l'espèce principale le nom de galioïde. Mais la ressemblance n'est qu'apparente ; au fond, la chose est tout autre. Les Rubiacées ont, en effet, des stipules, et c'est au développement particulier et très remarquable de celles-ci, que le verticille des Rubiées, toujours binaire, doit la multiplication de ses parties. Les Trémandracées n'ont pas de stipules et c'est à la trifurcation d'une ou de plusieurs des feuilles de chaque verticille, en d'autres termes, à la substitution d'une ou plusieurs feuilles composées trifoliolées à tout autant de feuilles simples, que les Platythèces doivent la multiplication des pièces à chaque nœud.

2. *Structure anomale de la tige chez les Tétrathèces aphylles.* —

La tige des Trémandracées offre d'ordinaire la structure normale, avec quelques modifications légères.

Dans les Trémandres, l'épiderme produit des poils composés, à membranes très épaissies, mais non lignifiées, dont le pied plurisérié porte au sommet des rameaux unicellulaires, disposés en étoile ou en bouquet. Ils sont souvent surélevés chacun sur une petite protubérance de l'écorce sous-jacente, c'est-à-dire sur une émergence; mais il faut éviter de les considérer comme étant eux-mêmes autant d'émergences, ainsi que l'ont fait, en 1893, M. Chodat et M[lle] Balicka (1) et plus tard encore, en 1896, M Chodat (2). Dans les Tétrathèces et les Platythèces, ils sont remplacés par des poils simples, unicellulaires et pointus, à membrane également très épaissie, mais non lignifiée, qui peuvent être aussi portés chacun sur une petite émergence. Les Platythèces et certaines Tétrathèces ont, en outre, mais plus rares, des poils composés à extrémité entière, renflée, pluricellulaire et sécrétrice, en un mot des poils sécréteurs ou glanduleux.

L'écorce est très mince, réduite d'ordinaire à trois ou quatre assises, dont l'interne, c'est-à-dire l'endoderme, qui n'est pas autrement différencié, renferme dans bon nombre de ses cellules un cristal octaédrique d'oxalate de calcium. Le péricycle a de petits arcs fibreux, minces et de largeur très inégale, plus tard réunis en un anneau dur continu par la sclérose non seulement des cellules intermédiaires, mais encore de celles de l'assise péricyclique qui les borde en dedans. Le liber secondaire est et demeure mince et mou. Le bois secondaire, pourvu de couches concentriques, est entrecoupé de rayons unisériés. La moelle est étroite, formée d'un petit nombre de grandes cellules. Le périderme, enfin, qui est tardif, est sous-épidermique, avec liège à parois minces.

C'est seulement dans quelques Tétrathèces, où les feuilles avortent ordinairement, que la tige prend, en conséquence, une structure particulière, plus ou moins anomale, tantôt en demeurant cylindrique, tantôt en prenant des côtes ou des ailes.

(1) R. Chodat et G. Balicka, *Remarques sur la structure des Trémandracées* (Bulletin de l'Herbier Boissier, I, p. 351, 1893).

(2) Chodat dans Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 4, p. 321, 1896.

L'étude de ces anomalies fera l'objet de notre seconde remarque.

Dans le premier cas, chez la T. nue (*T. nuda* Lindley) par exemple, l'anomalie est faible et se borne à un fort allongement radial des cellules de l'assise périphérique de l'écorce, c'est-à-dire de l'exoderme, qui devient palissadique, et à une forte gélification de l'épiderme, qui en même temps se perce de nombreux stomates à rebord circulaire saillant. Cette gélification de la membrane sur la face interne des cellules épidermiques, que M. Chodat et Mlle Balicka ont signalée les premiers dans cette famille en 1893 (1), se manifeste, comme on sait, sur la face supérieure des feuilles chez toutes les Tétrathèces et Platythèces, tandis qu'elle fait défaut chez les Trémandres. Quand les feuilles manquent, on voit qu'elle se reporte sur la tige, comme fait l'exoderme palissadique.

L'anomalie est beaucoup plus marquée dans le second cas, qui n'est réalisé que chez deux espèces : la T. joncée (*T. juncea* Smith) et la T. affine (*T. affinis* Endlicher).

Dans la T. joncée, la tige, dont la stèle demeure cylindrique, épaissit beaucoup son écorce suivant trois lignes longitudinales équidistantes et prend ainsi trois côtes saillantes, sur lesquelles s'insèrent isolément les feuilles, ordinairement avortées. L'exoderme y est aussi palissadique tout autour et recouvert par un épiderme çà et là gélifié et percé de stomates. Mais, en outre, chaque côte renferme un faisceau exclusivement fibreux, provenant du péricycle dont il s'est détaché plus bas, entouré d'un endoderme particulier dont chaque cellule renferme, comme dans l'endoderme général, un octaèdre d'oxalate de calcium, qui est, en un mot, une méristèle incomplète par essence, de nature exclusivement péricyclique (2). Ainsi constituée, cette tige ressemble donc à celle des Sarothamnes (*Sarothamnus* Wimmer), des Calycotomes (*Calycotome* Link) et de certains Cytises (*Cytisus* Linné), étudiée dans un travail récent (3). A chaque nœud, la stèle sépare, en face de la côte

(1) *Loc. cit.*, p. 345.

(2) Sur ces méristèles corticales incomplètes par essence, de nature exclusivement péricyclique, voir : *Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige* (Ann. des Scienc. nat., 9e série, Bot., I, p. 38, 1905).

(3) Ph. van Tieghem, *Sur la stèle ailée de la tige de quelques Légumineuses.* (Journal de Botanique, XIX, p. 189, 1905).

correspondante, une méristèle complète, qui se rend dans la feuille avortée, tandis que la méristèle péricyclique de la côte s'arrête au-dessous du nœud sans entrer dans la feuille. Elle est réparée plus haut par une protubérance de la zone fibreuse du péricycle de la stèle, qui se sépare de la région interne par un pincement et se rend dans l'écorce, entourée par la portion correspondante de l'endoderme général (1).

Dans le T. affine, c'est autre chose. En s'épaississant beaucoup sur deux lignes longitudinales opposées, l'écorce forme deux ailes et la tige est aplatie en un ruban, qui porte isolément sur ses deux bords les feuilles avortées. Sur le diamètre perpendiculaire au plan de la lame, la stèle épaissit beaucoup les arcs fibreux de son péricycle, qui proéminent jusqu'à ne laisser entre eux et l'épiderme qu'une seule assise corticale; en un mot, elle prend là deux grosses ailes péricycliques, en restant cylindrique dans le reste du pourtour. Chacune des deux ailes corticales renferme, située aussi à un seul rang de l'épiderme, une méristèle complète, composée d'un faisceau libéroligneux normalement orienté et d'un gros faisceau fibreux péridesmique superposé au liber, entourée par un endoderme particulier à cristaux octaédriques. Vers le milieu de l'épaisseur de l'aile, on voit, en outre, une petite méristèle sans arc fibreux supralibérien. Ainsi conformée, possédant à la fois une stèle ailée et des méristèles corticales complètes, la tige de cette plante ressemble à celle de certains Genêts (*Genista* Linné), étudiée dans un travail récent, notamment du G. sagitté (*G. sagittalis* Linné) (2). A chaque nœud, la méristèle corticale pénètre dans la feuille avortée et se trouve réparée plus haut par la stèle, qui en détache une nouvelle au point correspondant.

Dans le travail cité plus haut, M. Chodat et Mlle Balicka ont signalé, dès 1893, une anomalie de structure de la tige dans

(1) J'ai observé, dans l'Herbier du Muséum, des exemplaires de cette espèce, récoltés à Port Jackson par R. Brown, où la tige porte, isolées sur ses trois côtes, toutes ses feuilles bien conformées, mesurant 12 à 15 millim. de long, sur 3 à 4 millim. de large, à limbe atténué à la base et denté sur les bords. La tige n'en a pas moins pour cela la structure anomale qu'on vient de décrire. Il semble donc peu exact d'attribuer, comme on fait, l'anomalie de la tige à l'avortement préalable des feuilles. Mieux vaudrait dire que c'est parce que la tige est ainsi conformée tout d'abord que les feuilles peuvent ensuite y avorter.

(2) *Loc. cit.*, p. 193.

ces deux espèces, mais en faisant l'erreur de croire qu'elle est la même pour toutes les deux et qu'elle se réduit de part et d'autre à la présence dans chaque aile corticale d'un faisceau fibreux, dont l'origine n'est d'ailleurs pas précisée (1). Adoptant l'opinion de ces auteurs, M. Solereder a admis aussi plus tard, en 1899, cette identité (2). En réalité, il en est tout autrement et ce qui est vrai pour la T. joncée ne l'est pas pour la T. affine. Ces deux espèces offrent dans leur tige deux types différents de structure anomale.

A côté de la structure normale, réalisée dans la grande majorité de ses représentants, le genre Tétrathèce offre donc dans sa tige, chez quelques-unes de ses espèces, où les feuilles avortent d'ordinaire, trois sortes d'anomalies. Comment la même cause qui fait avorter les feuilles, en retentissant sur la tige, y provoque-t-elle une modification différente suivant qu'il s'agit de la T. nue, de la T. joncée ou de la T. affine? Pour répondre à cette question, il faudrait être mieux informé que nous ne le sommes sur les conditions de végétation de ces trois espèces dans la contrée qu'elles habitent.

3. *Disposition réelle des étamines dans les Trémandres et les Tétrathèces* — Solitaire à l'aisselle d'une feuille sur un pédicelle sans bractées, la fleur des Trémandracées est hermaphrodite, actinomorphe, ordinairement pentamère, tétramère seulement dans bon nombre de Tétrathèces. Le calice y est dialysépale, la corolle dialypétale, l'androcée dialystémone et obdiplostémone. Dans les Platythèces, cette obdiplostémonie est et demeure évidente : les dix étamines y sont, en effet, disposées en deux verticilles alternes, l'externe épipétale, l'interne épisépale, suivant la règle. Dans les Trémandres et les Tétrathèces, au contraire, elle est masquée, au point d'y avoir été jusqu'à présent méconnue. Les étamines paraissent, en effet, disposées en un seul verticille, dans lequel elles sont superposées deux par deux aux pétales ; ce qui a conduit les botanistes à admettre que, dans ces deux genres, les étamines

(1) *Loc. cit.*, p. 345. Plus exacte que le texte, la figure représente, dans la T. affine, un petit faisceau libéroligneux sous chaque faisceau fibreux cortical.
(2) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 109, 1899.

épisépales avortent, tandis que les épipétales subissent un dédoublement tangentiel. S'il en était réellement ainsi, on devrait s'étonner de rencontrer une différence aussi considérable entre les genres d'une même famille et surtout entre deux genres aussi voisins que le sont, sous tous les autres rapports, les Platythèces et les Tétrathèces. C'est ce qui m'a porté à y regarder de plus près.

Dans les trois genres de la famille, la préfloraison de la corolle est, comme on sait, valvaire indupliquée. Chez les Platythèces, où les étamines ont les anthères plates et larges, en forme d'écailles, les pétales, en reployant leurs bords en dedans de chaque côté des étamines superposées, rencontrent bientôt les étamines épisépales sur leur ligne médiane et ces larges obstacles les arrêtent. Chez les Trémandres et les Tétrathèces, où les étamines ont des anthères carrées et étroites, il en est autrement. En se reployant en dedans, chaque pétale insinue l'un de ses bords entre l'étamine superposée et l'épisépale voisine, pendant que l'autre bord se glisse entre l'épisépale correspondante et l'épipétale voisine. Pouvant s'avancer ainsi vers le centre beaucoup plus que dans les Platythèces, les deux bords de chaque pétale enferment, en les rapprochant l'une de l'autre, deux étamines côte à côte, savoir son épipétale et l'épisépale voisine. L'apparence trompeuse signalée plus haut a donc sa cause première dans le mode de préfloraison de la corolle, favorisée ici par la conformation des étamines. En réalité, l'androcée est ici obdiplostémone, comme chez les Platythèces.

L'obdiplostémonie doit donc être considérée comme la disposition réelle des étamines dans toutes les Trémandracées. C'est ce point qui fait l'objet de notre troisième remarque.

4. *Structure de l'anthère dans les Trémandres.* — Dans les Platythèces, l'anthère est, comme on sait, large et mince, avec quatre sacs polliniques disposés côte à côte sur un seul rang. Dans les Tétrathèces, elle est étroite et épaisse, avec quatre sacs polliniques disposés en carré sur deux rangs. Il est vrai que, dans son premier travail sur ces dernières plantes, en 1845, Steetz avait admis deux sacs polliniques seulement dans l'anthère de quelques espèces, dont il avait fait une section distincte sous le

nom de *Ditheca* (1). Mais plus tard, dans un second travail publié en 1853, il a reconnu son erreur et supprimé cette section (2). Malgré cette rectification, admise dès la même année par Schuchardt (3), l'erreur ancienne a été reproduite plus tard, en 1862 par Bentham et Hooker, en 1873 par Baillon et encore, en 1896, par M. Chodat.

Quant aux Trémandres, tous les botanistes, et encore le dernier en date, M. Chodat, en 1896 (4), s'accordent à leur attribuer des anthères à deux sacs polliniques seulement.

Qu'il y ait là une erreur, pareille à celle de Steetz pour ses prétendus *Ditheca*, il est pourtant facile de s'en assurer en étudiant la série des coupes transversales de l'anthère. Dans la moitié inférieure et moyenne, on y voit quatre sacs polliniques complètement séparés et disposés en carré sur deux rangs, comme dans les Tétrathèces. C'est seulement vers le sommet que les deux sacs du même côté confluent, par la destruction de la partie périphérique de la cloison, qui persiste pourtant dans les trois quarts de sa largeur, confluence qui prépare la sortie du pollen par le pore correspondant.

Les étamines des Trémandracées ont donc toujours quatre sacs polliniques, dont la déhiscence est aussi toujours poricide au sommet, soit directement, comme chez les Trémandres, qui en tirent leur nom, soit par l'intermédiaire d'un rostre plus ou moins long, comme chez les Tétrathèces et les Platythèces. C'est ce qui fait ici l'objet de notre quatrième remarque et ce qui a été signalé déjà par avance dans la récente édition de mes *Éléments de Botanique* (5).

5. *Structure du pistil et de l'ovule des Trémandracées.* — Le pistil a essentiellement la même structure dans les trois genres de la famille. Il est libre et formé de deux carpelles antéropostérieurs, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire biloculaire, surmonté d'un style à extrémité stigmatifère indivise et peu renflée. La cloison renferme les

(1) Dans Lehmann, *Plantæ Preissianæ*, I, p. 220, 1845.
(2) Steetz, *Die Familie der Tremandraceen*, Hambourg, 1853, p. 76, en note.
(3) Schuchardt, *Synopis Tremandraceaceen*, Inaug. diss., Göttingen, 1853, p. 17.
(4) *Loc. cit.*, p. 322, 1896.
(5) Ph. van Tieghem, *Éléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 637, 1906.

quatre méristèles latérales des carpelles, situées, non pas au milieu, mais deux de chaque côté contre la paroi. Au sommet de chaque loge, l'une d'elles, celle de droite par exemple pour chaque carpelle, entre dans un ovule anatrope pendant, à raphé latéral situé dans l'angle correspondant, hyponaste par conséquent. Le placentation est donc latérale, presque pariétale, un peu comme dans les Bignoniacées, par exemple, ou comme dans les Crucifères, plutôt qu'axile. L'ovule est unique dans la loge chez les Platythèces et beaucoup de Tétrathèces ; chez quelques Tétrathèces et chez les Trémandres, il s'en fait un second au-dessous du premier, pareillement inséré et disposé.

L'ovule a deux téguments autour d'un étroit nucelle, qui a complètement disparu au moment de la formation de l'œuf, et à la base duquel on observe une petite hypostase. Le tégument externe est lâche, formé de quatre assises cellulaires, et porte à la chalaze un prolongement en forme de corne chez les Trémandres et les Tétrathèces, réduit à un petit bouton chez les Platythèces. Le tégument interne, dont l'orifice oblitéré demeure situé au-dessous de l'exostome, est très épais, comptant au moins quinze assises cellulaires. L'ovule est donc transpariété, bitegminé et dipore.

C'est cette structure de l'ovule qui, jointe à son mode de placentation, fait l'objet de notre cinquième remarque.

6. *Place des Trémandracées dans la Classification.* — C'est elle aussi qui va nous permettre de fixer, avec plus de précision qu'il n'a été fait jusqu'à présent, la place qu'il convient d'attribuer aux Trémandracées dans la Classification des Dicotyles, et ce sera l'objet de notre sixième et dernière remarque.

Dans l'opinion de R. Brown, adoptée depuis par la plupart des botanistes, y compris le dernier en date, M. Engler, en 1897 (1), les Trémandracées sont très voisines des Polygalacées, dont elles ne sont que la forme actinomorphe. Qu'il n'y ait pourtant entre ces deux familles aucune affinité réelle, c'est ce qui a été déclaré déjà à diverses époques : par Reichenbach

(1) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, Nachträge zu II-IV, p. 349, 1897.

dès 1827, par Lindley (1834), par Steetz et Schuchardt (1853) et plus récemment par M. Chodat en 1896 (1).

Il n'y a donc pas à s'étonner si c'est une tout autre place que la structure de l'ovule et du fruit, jointe à l'ensemble des autres caractères floraux, nous a conduit, il y a déjà cinq ans, à assigner à cette famille et que le travail actuel ne fait que confirmer (2).

Puisque l'ovule y est transpariété bitegminé, c'est dans l'ordre des Transpariétées bitegminées ou Primulinées, et puisque le fruit y est séminé, c'est dans le sous-ordre des Oxalidinées, que les Trémandracées viennent prendre rang. Ce sous-ordre renferme, comme on sait, six alliances. Le périanthe y étant double avec corolle dialypétale, l'androcée y étant diplostémone et le pistil libre, c'est dans l'alliance des Oxalidales que ces plantes doivent être classées. Cette alliance comprend neuf familles. Par son androcée isomère, avec étamines libres à anthère poricide, et par son pistil hétéromère, avec deux carpelles uniovulés à ovule inséré latéralement, la famille des Trémandracées s'y distingue nettement de toutes les autres.

Ainsi classée, cette famille se trouve très éloignée de celle des Polygalacées, qui appartient à un ordre différent, celui des Perpariétées bitegminées ou Renonculinées et, dans cet ordre, à l'alliance, très nombreuse comme on sait, des Géraniales (3). On peut remarquer toutefois que cette alliance correspond, dans cet ordre, à celle des Oxalidales dans l'ordre des Transpariétées bitegminées, ce qui laisse apparaître, au lieu d'une parenté qui n'existe pas, du moins une certaine correspondance entre les deux familles en question dans leurs ordres respectifs.

Pour terminer, remarquons que, dans notre Classification, les Linacées, qui font aussi partie de l'alliance des Oxalidales, se trouvent rapprochées des Trémandracées, avec lesquelles Baillon leur trouvait aussi quelques rapports (4).

(1) Dans Engler, *loc. cit.*, III, 4, p. 322, 1896.

(2) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur Classification* (Ann. des Sciences nat., 8e série, Bot., XIV, p. 322, p. 354, p. 361, 1901) et *Éléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 618, p. 624, p. 632 et 637, 1906.

(3) *L'œuf des plantes* (*loc. cit.*, p. 336 et p. 337, 1901) et *Éléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 459, p. 460 et p. 474, 1906.

(4) Baillon, *Histoire des plantes*, V, p. 69, 1874.

TABLE DES MATIÈRES
CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE
CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES
PAR NOMS D'AUTEURS